

**BIOSYSTEMATISCHE UNTERSUCHUNGEN AN
PHYTEUMA SPICATUM UND *PHYTEUMA OVATUM***

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
REGULA HUBER
von Eglisau und Embrach (ZH)

Begutachtet von
Frau Prof. Dr. K. Urbanska
Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook

ADAG Administration & Druck AG

Zürich 1988



**BIOSYSTEMATISCHE UNTERSUCHUNGEN AN
PHYTEUMA SPICATUM UND *PHYTEUMA OVATUM***

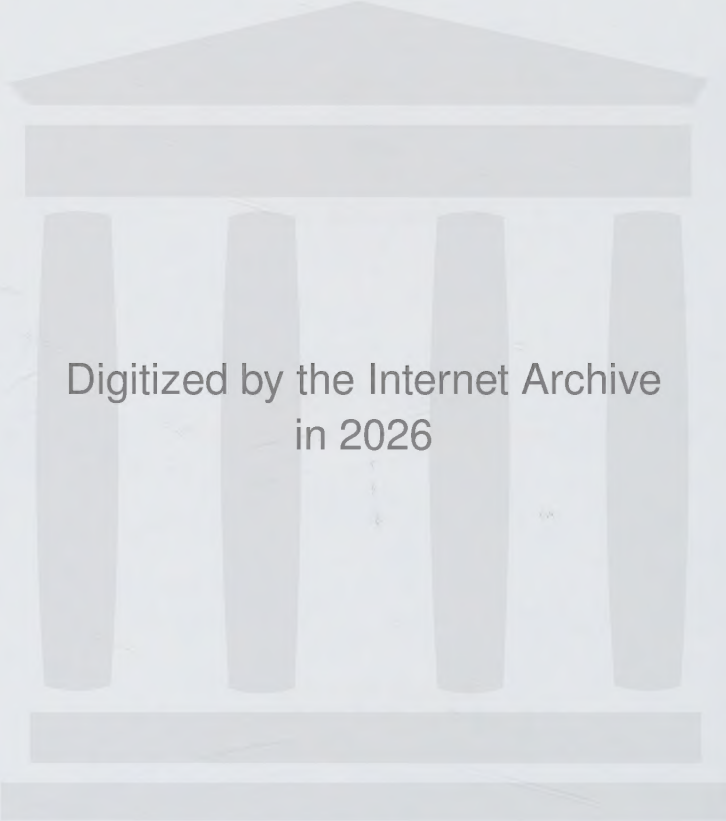
INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
REGULA HUBER
von Eglisau und Embrach (ZH)

Begutachtet von
Frau Prof. Dr. K. Urbanska
Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook

ADAG Administration & Druck AG

Zürich 1988



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507224_0011

INHALT

1. EINLEITUNG	1
2. STANDORTE	3
3. VARIABILITÄT VON <i>P. SPICATUM</i> UND <i>P. OVATUM</i>	6
3.1 Allgemeine Charakterisierung von <i>P. spicatum</i> und <i>P. ovatum</i>	6
3.2 Untersuchung der morphologischen Variabilität von <i>P. spicatum</i> und <i>P. ovatum</i>	10
3.2.1 Einleitung	10
3.2.2 Methoden	10
3.2.3 Ergebnisse	13
3.2.4 Zusammenfassung und Diskussion	47
4. KARYOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN	50
4.1 Einleitung	50
4.2 Untersuchung der Meiosen von <i>P. spicatum</i> und <i>P. ovatum</i>	50
4.3 Untersuchung der Mitosen von <i>P. spicatum</i>	52
4.4 Zusammenfassung und Diskussion	53
5. GENETISCHE UNTERSUCHUNGEN	56
5.1 Einleitung	56
5.2 Spontane Autogamie	56
5.3 Geitonogamie	58
5.4 Untersuchung des Pollenschlauchwachstums nach Fremd- und Selbstbestäubung	59
5.5 Pollenfertilität	62
5.6 Narbenempfänglichkeit	63
5.7 Kreuzungen zwischen <i>P. spicatum</i> und <i>P. ovatum</i>	64
5.8 Zusammenfassung	68
6. BLÜTENBIOLOGIE	69
6.1 Morphologie und Phänologie	69
6.2 Blütenbesucher	76
6.3 Samenansatz von <i>P. spicatum</i> und <i>P. ovatum</i> an verschiedenen Standorten	82
6.4 Schädlinge an oberirdischen Pflanzenteilen	84
6.5 Zusammenfassung	84

7. ÖKOLOGIE	86
7.1 Einleitung	86
7.2 Pflanzensoziologische Untersuchungen	86
7.3 Ökologische Zeigerwerte	95
7.4 Zusammenfassung	101
8. ZUSAMMENFASSUNG	103
ANHANG	106
LITERATURVERZEICHNIS	111

1. EINLEITUNG

Die beiden nah verwandten Arten *Phyteuma spicatum* und *Phyteuma ovatum*, die in Mittel- und Südeuropa verbreitet sind, kommen in der Schweiz recht häufig vor. *Phyteuma spicatum* ist vorwiegend im Mittelland, im Jura und in den Voralpen anzutreffen, dringt aber stellenweise auch in die Alpentäler vor. *Phyteuma ovatum* dagegen findet man hauptsächlich im Alpenraum, mit Schwerpunkt in den östlichen Landesteilen. In jenen Regionen, wo sich die Verbreitungsareale der beiden Arten überschneiden, können zahlreiche Hybridpopulationen beobachtet werden.

Phyteuma spicatum und *P. ovatum* zeichnen sich durch eine sehr grosse Variabilität des vegetativen Bereichs aus, welche vor allem bei den Rosettenblättern stark ausgeprägt ist. Sie können aufgrund der morphologischen Merkmale des vegetativen Bereichs nicht auseinandergehalten werden.

Die Gattung *Phyteuma* wurde von SCHULZ (1904) monographisch bearbeitet. Seine Ausführungen sowie weitere Angaben in der Literatur beschränken sich aber meist auf die Beschreibung der morphologischen Merkmale. Um die verwandtschaftlichen Beziehungen von *P. spicatum* und *P. ovatum* abzuklären, sind umfangreiche Untersuchungen über verschiedene Aspekte der Biologie der Pflanzen unerlässlich. Durch Messungen von morphologischen Merkmalen an Populationen verschiedener Standorte und mit Hilfe von multivariaten statistischen Verfahren wurde die Variabilität erfasst. Das Ausmass der Plastizität der Pflanzen konnte anhand von Verpflanzungsexperimenten festgestellt werden. Kreuzungsexperimente, karyologische und blütenbiologische Untersuchungen ergaben weitere Hinweise auf die Verwandtschaft der beiden Arten. Durch ökologische Studien wurden die Ansprüche an die Bodenverhältnisse von *P. spicatum* und *P. ovatum* charakterisiert und verglichen. Untersuchungen an Hybridpopulationen lieferten weitere Informationen über die verwandtschaftlichen Beziehungen.

Mein Dank geht in erster Linie an Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook, Direktor des Institutes für Systematische Botanik der Universität Zürich, für die wissenschaftliche Leitung dieser Arbeit. Sein Interesse daran und seine aufbauende Kritik waren für mich eine grosse Hilfe.

Herr PD Dr. J. Schneller gab die Anregung zu diesem Thema. Ihm möchte ich danken für sein Interesse, die wertvollen Hinweise und nicht zuletzt für die Durchsicht des Manuskripts.

Dank gebührt auch Herrn Prof. Dr. W. Sauter vom Institut für Entomologie der ETH Zürich, der mir bei der Bestimmung der gesammelten Insekten behilflich war.

Herr Dr. E. Urmi unterstützte mich bei der Bestimmung einiger Blütenpflanzen.

Herrn dipl. bot. L. Förderer danke ich für die Hilfe bei den statistischen Auswertungen und für zahlreiche, wertvolle Anregungen.

Herrn dipl. zool. U. Jauch vom Institut für Pflanzenbiologie der Universität Zürich danke ich für die Ausführung der REM-Aufnahmen.

Herr A. Zuppiger hat mich in fotografischen Belangen unterstützt.

Herrn W. Berger danke ich für die Hilfe beim Einsatz des Computers und für die zahlreichen Aufmunterungen und die moralische Unterstützung.

Herrn W. Huber verdanke ich die Korrektur des Manuskripts.

2. STANDORTE

In der nachfolgenden Übersicht sind alle Standorte aufgeführt, an denen ich für die verschiedenen Untersuchungen Pflanzenmaterial sammelte. Bei der Auswahl der Standorte konzentrierte ich mich auf den östlichen Teil der Schweiz.

In Abb. 2.1 ist die geographische Lage der betreffenden Standorte eingetragen.

Nr.	Standort	Höhe ü.M	Koordinaten
1	Waldegg, Kanton Zürich	618m	677 270/247 325
2	Rafz, Kanton Zürich	483m	680 750/274 625
3	Wettswil, Kanton Zürich	530m	677 175/244 300
4	Hörnli 1, Kanton Zürich	965m	713 060/247 560
5	Hörnli 2, Kanton Zürich	960m	713 100/248 500
6	Bachtel (Egg), Kanton Zürich	955m	709 340/240 225
7	Albis 1, Kanton Zürich	815m	682 100/236 500
8	Zugerberg, Kanton Zug	920m	682 980/221 950
9	Walchwilserberg, Kanton Zug	920m	683 225/217 175
10	Wägital 1, Kanton Schwyz	865m	709 500/221 250
11	Wägital 2, Kanton Schwyz	805m	711 150/219 150
12	Walenstadterberg, Kanton St. Gallen	820m	739 360/221 825
13	Maderanertal 1, Kanton Uri	750m	695 060/180 475
14	Weisstannental 1, Kanton St. Gallen	840m	747 375/209 475

15	Weisstannental 2, Kanton St. Gallen	1020m	744 950/205 825
16	Weisstannental 3, Kanton St. Gallen	1010m	744 000/205 825
17	Maderanertal 2, Kanton Uri	860m	697 475/180 225
18	Seewis, Kanton Graubünden	1210m	767 930/209 800
19	Vals, Kanton Graubünden	1250m	734 020/165 275
20	Wichlen, Kanton Glarus	1290m	728 275/194 700
21	Sertig, Kanton Graubünden	1865m	784 310/176 975
22	Splügen, Kanton Graubünden	1660m	744 720/156 300
23	Tössegg, Kanton Zürich	400m	268 875/685 150
24	Buechberg (Obersee), Kanton Schwyz	610m	711 680/229 050
25	Albis 2, Kanton Zürich	860m	682 500/235 750
26	Wehrenbachtobel, Kanton Zürich	530m	685 950/246 700
27	Euthal, Kanton Schwyz	960m	704 200/217 520
28	Näfels, Kanton Glarus	780m	722 250/217 100
29	Elm, Kanton Glarus	1140m	729 675/196 400
30	Bachtel II, Kanton Zürich	860m	708 850/239 150

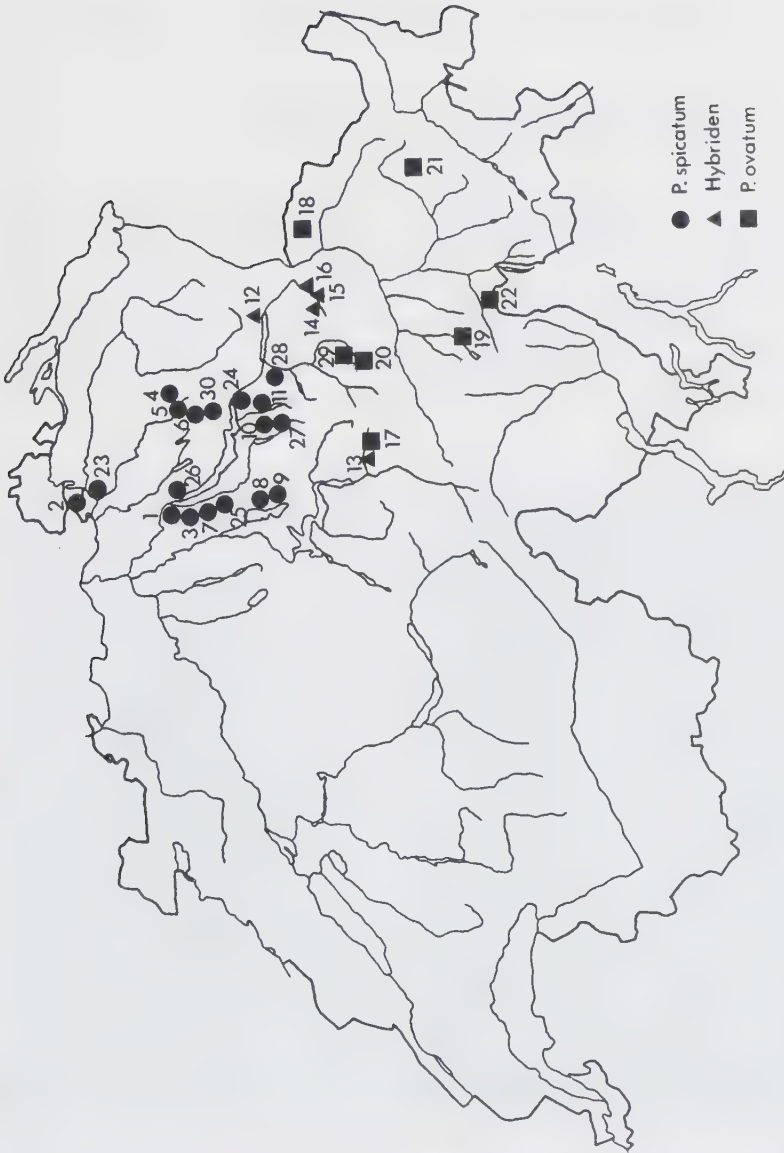


Abb. 2.1: Geografische Lage der Standorte

3. VARIABILITÄT VON *P. SPICATUM* UND *P. OVATUM*

3.1 Allgemeine Charakterisierung von *P. spicatum* und *P. ovatum*

Die Gattung *Phyteuma* wurde von SCHULZ (1904) monographisch bearbeitet. Nach seinen Ausführungen unterscheiden sich die beiden nah verwandten Arten *P. spicatum* und *P. ovatum* (Abb. 3.1) in mehreren morphologischen Merkmalen, die ich in Tab. 3.1 zusammengestellt habe. Einige dieser teilweise sehr variablen Merkmale können nach meinen Untersuchungen, bei denen ich ein umfangreiches Pflanzenmaterial auswertete (460 Pflanzen, Kap. 3.2), nicht als Unterscheidungsmerkmale betrachtet werden.

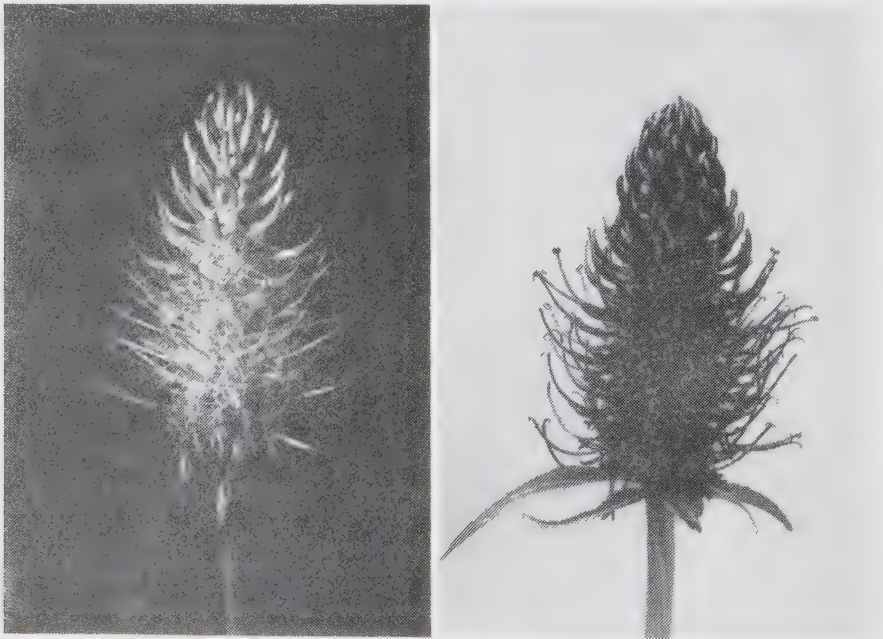


Abb. 3.1: Blütenstände von *P. spicatum* (links) und *P. ovatum* (rechts)

Tab. 3.1: Morphologische Unterschiede von *P. spicatum* und *P. ovatum* nach SCHULZ (1904)

Merkmal	<i>P. spicatum</i>	<i>P. ovatum</i>
Stengel	30-80 cm	50-100 cm
Grundblätter	wenig länger als breit an der Basis tief herzförmig schwarz/braun gefleckt	so lang als breit an der Basis herzförmig --
Blattrand	seicht doppelt-gekerbt bis doppelt gesägt	sehr grob, oft scharf doppelt gesägt
Hüllblätter	linealisch, meist kürzer oder nur so lang wie die Ähre	lang und breit, selten kürzer als die Breite der Ähre
Ähre	zylindrisch, manchmal eiförmig bis kugelig	eiförmig, seltener zylindrisch
Krone	weiss mit grünlicher Spitze, selten violett oder blau	schwarzviolett oder tief dunkelblau

Morphologie und Phänologie einzelner Merkmale

Stengel

Der Stengel ist gerleift durch die herablaufenden Blattränder und Blattnerven und meist kahl, selten schwach behaart. Nach SCHULZ (1904) sind die Arten der Gattung *Phyteuma* einachsrig. In Gartenkultur und auch an natürlichen Standorten kann aber oft beobachtet werden, dass sowohl *P. spicatum* als auch *P. ovatum* mehrere Stengel pro Pflanze haben (Abb. 3.2). Am häufigsten trat dieses Phänomen bei den Pflanzen im Versuchsgarten auf. Fast die Hälfte derselben wiesen mehrere Stengel auf (bis max. 6). An natürlichen Standorten beobachtete ich dies nur in Wäldern mit einer spärlichen Krautschicht. Vermutlich treiben die Pflanzen vorwiegend dann mehrere Stengel, wenn sie einem geringen Konkurrenzdruck ausgesetzt sind.

Phyteuma zählt nach RAUNKIAER (1934) zu den Hemikryptophyten, d.h. die Erneuerungsknospen

überwintern in unmittelbarer Nähe des Erdbodens, also in der Regel vor der Kälte geschützt. Aus diesen Knospen treiben im Frühling zuerst die Rosettenblätter, ein paar Wochen später die Blütenstengel. Die Blütenknospen erscheinen bevor der Stengel ausgewachsen ist. Nach der Fruchtreife sterben dann die Blätter langsam ab; die verdorrtten Blütenstengel mit den geöffneten Kapseln bleiben aber meist noch lange stehen. Im Winter kann oft beobachtet werden, wie die leeren Fruchtstände aus dem Schnee ragen.

Blüten

SCHULZ (1904) bezeichnet die Blüten, wenn man von der Krümmung der Krone absieht, als actinomorph. Dies stimmt aber nur bedingt, da der Kelch aus fünf ungleich langen, nicht regelmässig angeordneten Sepalen besteht und somit nicht ganz radiärsymmetrisch ist (Abb. 6.1). Die Petalen sind mehr oder weniger radiärsymmetrisch angeordnet. Die beiden dorsalen sind aber in der Regel 1-2 mm kürzer als die übrigen. Die ganze Blüte zeigt eine gewisse Tendenz zur Zygomorphie.



Abb. 3.2 *Phyteuma spicatum* mit mehreren Blütenstengeln

Hybriden

Hybriden zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* sind von verschiedenen Autoren beschrieben worden (BRÜGGER 1881, MURR 1896, SCHULZ 1904, HEGI 1918). Den genannten Autoren waren aber meist nur wenige Exemplare bekannt, daher beschränkten sich ihre Beschreibungen auf Einzelpflanzen. Erwartungsgemäss findet man die Hybriden in der Zone, wo sich die Verbreitungsareale von *P. spicatum* und *P. ovatum* berühren, also dort wo sie zusammen vorkommen. Wie aus Kap. 5.6 hervorgeht, lassen sich die beiden Arten leicht miteinander kreuzen. Im Untersuchungsgebiet konnte ich viele Hybridpopulationen beobachten (Abb. 3.3); besonders zahlreich fand ich sie im Weisstannental und am Walenstadterberg. In diesen Populationen findet man Hybriden in allen Farbvarianten zwischen weiss und violett: weisse Blüten mit blauen Kronenspitzen und gelbem Pollen, weisse Blüten mit purpurfarbenem Pollen, blaue Blüten mit gelbem oder purpurfarbenem Pollen, dunkelviolette Blüten mit gelbem Pollen, etc.



Abb. 3.3: Hybriden zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum*

3.2 Untersuchung der morphologischen Variabilität von *P. spicatum* und *P. ovatum*

3.2.1 Einleitung

Wie aus der allgemeinen Charakterisierung der Arten hervorgeht, treten bei allen untersuchten Merkmalen grosse Streuungen auf. In den meisten Merkmalen (v.a. im vegetativen Bereich) unterscheiden sie sich kaum. Bei den folgenden Untersuchungen geht es hauptsächlich um die Erfassung der morphologischen Variabilität der beiden Arten und der Hybriden und um die Frage, ob *P. spicatum* und *P. ovatum* überhaupt gut trennbare Arten sind. Dabei stellen sich folgende Fragen:

- Gibt es signifikante Unterschiede zwischen den beiden Arten?
- Durch welche Merkmale können die Arten unterschieden werden?
- Bestehen Beziehungen zwischen Merkmalsänderungen und Umweltbedingungen?
- Gibt es signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen?

Mit Hilfe von geeigneten statistischen Verfahren soll versucht werden, diese Fragen zu beantworten.

3.2.2 Methoden

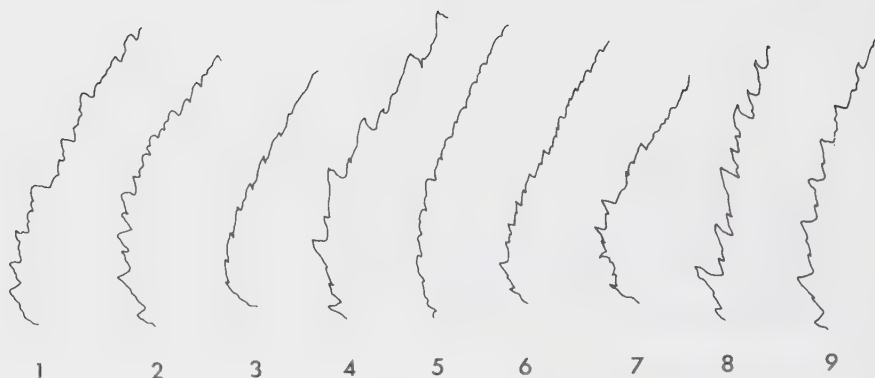
In die morphologischen Untersuchungen wurden insgesamt 463 Pflanzen von 22 verschiedenen Populationen einbezogen (Herkunft siehe Kap. 2). Zu diesem Zweck sammelte ich Pflanzen von Standorten, die sich in Bezug auf Vegetation, Höhenlage, Licht- und Bodenverhältnisse unterscheiden. Die Messungen von Merkmalen des vegetativen Bereichs wurden alle an Pflanzen in herbarisiertem Zustand durchgeführt. Die Erfassung der Blütenmerkmale erfolgte an Blütenständen, die in FAA fixiert wurden. Von allen Pflanzen wurden die folgenden Merkmale erfasst und für statistische Auswertungen weiterverwendet:

- Stengellänge
- Rosettenblätter:
 - Länge der Spreite
 - Breite der Spreite
 - Länge des Blattstiels
 - Grösse des Anthocyanfleckens (4-stufig geschätzt)
- Länge des Blütenstandes
- Farbe der Krone (nur bei Hybriden)
- Farbe des Pollen (nur bei Hybriden)
- Griffellänge
- Petalenlänge: Da die Kronblätter nicht gleich lang sind (Kap. 3.1), wurden alle 5 ausgemessen und davon der Mittelwert berechnet.
- Sepalenlänge: Mittelwert der 5 Kelchblätter

Pro Pflanze wurden jeweils 3 Blüten ausgemessen und der Mittelwert daraus berechnet.

- Anzahl Hochblätter
- Maximale Hochblattlänge

Zusätzlich zu den oben genannten Merkmalen wurde noch die Zähnung des Blattrandes der Rosettenblätter in die Untersuchungen einbezogen, die ich an je 5 Populationen von *P. spicatum* und *P. ovatum* durchführte. Für die Beurteilung der Blattrandzähnung unterschied ich folgende Typen:



Die Auswertung der Daten erfolgte mit dem Computer des Rechenzentrums der Universität Zürich. Um die Variabilität der beiden Arten und ihre Abgrenzung zu erfassen, wurden verschiedene Methoden angewandt:

Für die Populationen von *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden wurden Mittelwerte und Standardabweichung der metrischen Merkmale berechnet. Die Variabilität innerhalb der Arten kann mit Hilfe von Sterndiagrammen veranschaulicht werden.

Diskriminanz- und Hauptkomponentenanalyse

Einführende Literatur zu diesen multivariaten Verfahren findet man u.a. bei FISHER (1936), BLACKITH & REYMENT (1971), SNEATH & SOKAL (1973), LINDER & BERCHTOLD (1982), FLURY & RIEDWYL (1983). Ihr Vorteil liegt darin, dass anstelle einer grossen Zahl von Merkmalen entweder einige Faktoren (Hauptkomponenten) oder wenige Diskriminanzfunktionen stehen. Die zahlreichen Streudiagramme, die jeweils nur zwei, oder in räumlichen Diagrammen drei Merkmale miteinander kombinieren können, werden jeweils ersetzt durch wenige Diagramme, in denen die ersten paar Faktoren oder Diskriminanzfunktionen gegeneinander aufgetragen sind (W. TITZ 1982). Diese Analysen stellen aber gewisse Anforde-

rungen an die Daten; vor allem sollten die Merkmalswerte annähernd normalverteilt sein. Dies kann oft durch entsprechende Transformation der Variablen erreicht werden. Die hier untersuchten Merkmale waren meist lognormal verteilt und wurden deshalb logarithmisch transformiert (Basis 10). Die Verteilung der transformierten Variablen entspricht weitgehend der Normalverteilung (Chi-quadratetest). Die Auswertungen erfolgten mit folgenden Programmen: PROC UNIVARIATE (SAS INSTITUTE INC. 1982a), PROC PRINCOMP, PROC CANDISK und PROC DISCRIM (SAS INSTITUTE INC. 1982b).

3.2.3 Ergebnisse

Variabilität einzelner Merkmale

Die Mittelwerte und Standardabweichungen der untersuchten Merkmale bei den verschiedenen Populationen sind in Tab. 3.1 aufgeführt. Bei vielen Merkmalen treten sehr grosse Streuungen auf, sowohl innerhalb als auch zwischen den Populationen. Im folgenden werde ich auf einige dieser Merkmale etwas näher eingehen, besonders auf jene, die nicht in die statistischen Auswertungen einbezogen wurden, da sie nur bei einem kleinen Teil der Pflanzen gemessen wurden, oder weil sie auf Schätzungen beruhen.

Tab. 3.1a: Mittelwerte (x) und Streuungen (s) der metrischen Merkmale bei verschiedenen Populationen
(alle Masse in cm)

Nr Standort	Art	n	Stengellänge x s	Länge der Blattspreite x s	Breite der Blattspreite x s	Länge des Blattstiels x s	Länge der Ähre x s
1 Waldegg	P.sp.	20	48.94±17.76	5.41±1.55	4.64±1.24	9.71±3.12	4.64±1.76
2 Rafz	P.sp.	23	61.37±13.93	5.53±1.38	4.27±1.18	12.47±3.33	7.07±2.71
3 Wettswil	P.sp.	21	38.31± 6.55	5.24±1.02	5.32±0.59	10.27±1.58	3.80±1.02
4 Hörnli 1	P.sp.	21	38.74± 5.08	4.22±0.84	3.70±0.52	6.86±1.53	4.43±0.83
5 Hörnli 2	P.sp.	21	36.54± 5.98	4.23±0.71	4.13±0.83	6.20±1.76	4.96±1.30
6 Bachtel	P.sp.	22	40.70± 4.93	5.09±0.86	4.43±0.81	9.86±2.30	5.15±1.18
7 Albis	P.sp.	20	49.22±12.23	6.06±1.20	5.42±1.02	10.26±2.39	6.82±3.64
8 Zugerberg	P.sp.	22	45.18± 6.34	6.00±1.27	5.18±0.75	10.84±2.09	4.97±0.98
9 Walchwilertberg	P.sp.	22	50.34± 8.92	5.51±1.32	4.88±1.11	9.82±2.22	5.15±1.18
10 Sattellegg	P.sp.	21	39.94± 8.37	5.18±0.92	4.30±0.84	8.90±2.75	3.70±1.10
11 Wägital	P.sp.	23	44.70±10.58	5.26±1.41	4.89±0.96	11.35±2.96	6.48±4.66
12 Walenstadterberg	Hybr.	16	52.99± 8.61	5.41±1.17	4.52±0.93	9.37±3.05	4.73±1.27
13 Maderanettal 1	Hybr.	23	69.74± 9.64	6.73±1.11	5.77±0.85	14.94±2.86	6.86±3.27
14 Weisstannental 1	Hybr.	20	52.89±10.33	4.33±1.11	3.13±1.08	7.81±2.96	3.75±1.51
15 Weisstannental 2	Hybr.	20	54.96±10.55	4.43±0.59	3.52±0.65	8.52±2.95	5.08±1.43
16 Weisstannental 3	Hybr.	20	65.31± 9.23	5.84±1.15	4.61±0.99	11.72±3.03	5.27±1.79
17 Maderanettal 2	P.ov.	21	56.89±13.45	5.26±1.76	4.26±0.98	10.58±3.57	4.35±2.47
18 Seewis	P.ov.	20	59.61±10.65	5.64±0.93	5.07±0.97	11.67±1.90	4.19±1.65
19 Vals	P.ov.	22	63.60± 7.31	5.85±1.53	5.27±1.18	11.23±3.62	4.13±0.88
20 Wicherenalp	P.ov.	21	52.65± 9.74	4.41±0.75	4.15±1.05	8.05±1.99	3.24±0.93
21 Sertig	P.ov.	24	53.40± 9.20	5.11±1.01	4.04±0.67	14.76±3.16	4.46±1.24
22 Splügen	P.ov.	20	63.58±11.47	7.30±1.54	5.83±1.14	11.02±2.24	3.94±1.34

Tab. 3.1b: Mittelwerte (x) und Streuungen (s) der metrischen Merkmale bei verschiedenen Populationen
(alle Masse in cm)

Nr Standort	Art	n	Griffel- länge x s	Länge der Petalen x s	Länge der Sepalen x s	Max. Hoch- blattlänge x s	Anzahl Hochblätter x s
1 Waldegg	P.sp.	20	1.25±0.15	0.97±0.12	0.29±0.09	4.2±1.95	3.80±2.24
2 Rafz	P.sp.	23	1.22±0.10	1.01±0.09	0.21±0.05	3.06±1.56	4.35±1.30
3 Wettswil	P.sp.	21	1.22±0.10	1.05±0.10	0.31±0.05	4.1±1.33	4.00±1.92
4 Hörnli 1	P.sp.	21	1.20±0.15	1.03±0.11	0.30±0.06	3.4±1.38	3.95±1.53
5 Hörnli 2	P.sp.	21	1.17±0.16	1.08±0.10	0.30±0.07	4.1±1.17	3.48±1.89
6 Bachstel	P.sp.	22	1.18±0.12	1.00±0.11	0.27±0.06	3.3±1.15	3.27±1.16
7 Albis	P.sp.	20	1.26±0.11	1.18±0.10	0.34±0.06	6.0±2.13	5.70±2.85
8 Zugerberg	P.sp.	22	1.20±0.13	1.07±0.13	0.33±0.07	3.77±1.18	4.95±2.22
9 Walchwilberg	P.sp.	22	1.25±0.16	1.08±0.13	0.30±0.07	4.99±1.15	5.64±1.94
10 Sattellegg	P.sp.	21	1.21±0.14	1.00±0.11	0.23±0.04	3.13±0.69	3.10±1.26
11 Wägital	P.sp.	23	1.20±0.16	0.97±0.11	0.25±0.06	3.24±1.14	4.13±2.28
12 Walenstadterberg	Hybr.	16	1.76±0.15	1.48±0.19	0.29±0.06	2.96±0.86	3.81±1.42
13 Maderanertal 1	Hybr.	23	1.82±0.16	1.31±0.11	0.30±0.06	4.86±1.36	4.95±2.21
14 Weissstannental 1	Hybr.	20	1.64±0.20	1.14±0.11	0.25±0.05	2.35±0.66	2.44±0.86
15 Weissstannental 2	Hybr.	20	1.55±0.14	1.12±0.09	0.25±0.03	2.59±0.63	2.53±0.72
16 Weissstannental 3	Hybr.	20	1.47±0.14	1.04±0.13	0.24±0.04	3.74±0.98	3.45±1.15
17 Maderanertal 2	P.ov.	21	1.71±0.17	1.28±0.11	0.27±0.04	3.21±1.17	3.62±1.86
18 Seewis	P.ov.	20	1.89±0.17	1.35±0.09	0.32±0.09	3.57±1.57	3.85±2.16
19 Vals	P.ov.	22	1.82±0.20	1.33±0.11	0.29±0.06	4.30±1.31	4.77±1.77
20 Wichlerenalp	P.ov.	21	1.71±0.17	1.27±0.09	0.26±0.04	3.32±1.00	3.86±1.90
21 Sertig	P.ov.	24	1.69±0.27	1.20±0.17	0.26±0.05	3.29±0.99	4.54±1.18
22 Splügen	P.ov.	20	1.69±0.21	1.21±0.14	0.25±0.05	3.82±1.42	3.05±1.70

Rosettenblätter

Die wohl auffallendste Variabilität zeigen die Rosettenblätter. Abb. 3.4 zeigt eine Auswahl von Grundblättern verschiedener Pflanzen einer Population (*P. spicatum*, Botanischer Garten). Die Blätter variieren stark in der Form und in der Grösse der Blattspreite sowie in der Länge des Blattstiels. Auch die Anzahl der Rosettenblätter ist von Pflanze zu Pflanze sehr verschieden. In Abb. 3.5 sind 2 Pflanzen mit unterschiedlichen Grundblättern dargestellt, als Beispiel von Extremformen. Während die eine dichte Rosetten bildet mit eher kurz gestielten Blättern, weist die andere nur wenige, lang gestielte Grundblätter auf.

Die Anzahl der Grundblätter konnte aber nicht als Merkmal in die Untersuchungen einbezogen werden, da sie zur Blütezeit (Zeitpunkt des Sammelns) oft nicht mehr vollzählig vorhanden waren. Im allgemeinen haben Pflanzen zu diesem Zeitpunkt an Waldstandorten mit geringem Konkurrenzdruck mehr Grundblätter als solche in Wiesen und Hochstaudenfluren.

Anthocyyanflecken

Die Blätter von *P. spicatum* und *P. ovatum* weisen zum Teil auffällige dunkle Anthocyyanflecken auf, deren Form und Grösse stark variieren (Abb. 3.4/3.5). Wie häufig und in welchem Ausmass dieses Merkmal bei den untersuchten Pflanzen vorkommt, ist in Abb. 3.6 dargestellt.

Anthocyyanflecken kommen zwar in den meisten Populationen vor, insgesamt aber nur bei 15% aller Pflanzen. An den Standorten Zugerberg und Walchwilberg weisen fast die Hälfte aller Individuen dieses Merkmal auf. Angesichts der geringen Anzahl Pflanzen mit Flecken (insgesamt 72) ist es schwierig, eine sichere Aussage über die Verbreitung des Merkmals zu machen. Ob tatsächlich bei *P. ovatum* die Anthocyyanflecken weniger häufig auftreten als bei *P. spicatum*, kann mit diesen Untersuchungen nicht gezeigt werden. Auch bei *P. spicatum* gibt es einige Populationen, deren Pflanzen wenig oder gar keine Anthocyyanflecken auf den Blättern aufweisen.

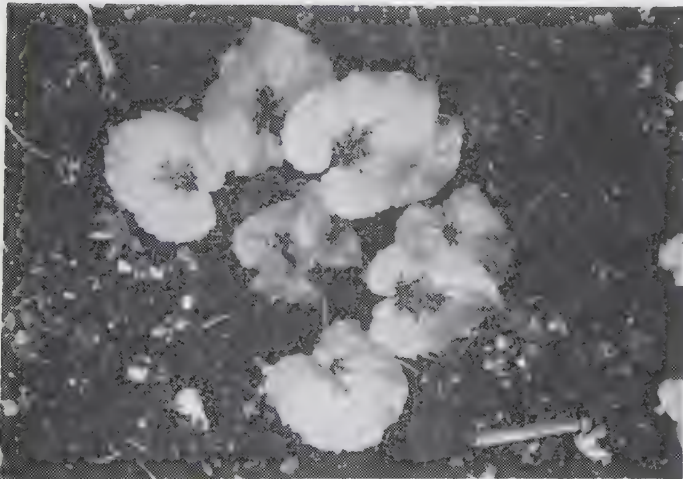


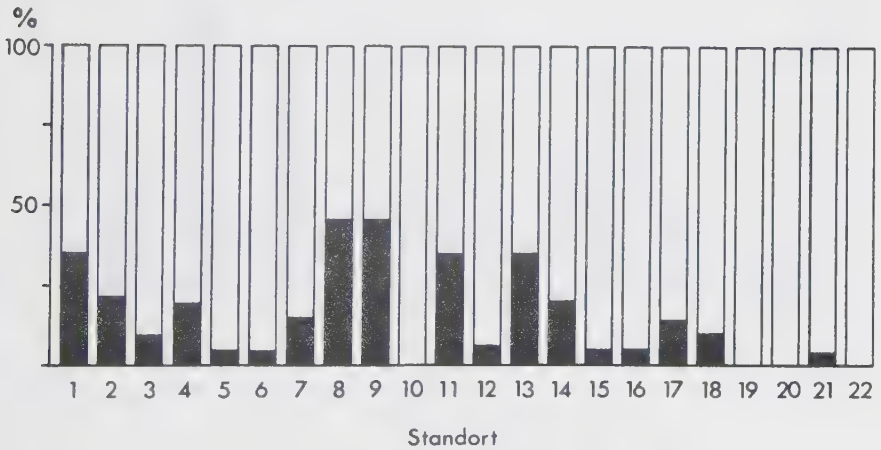
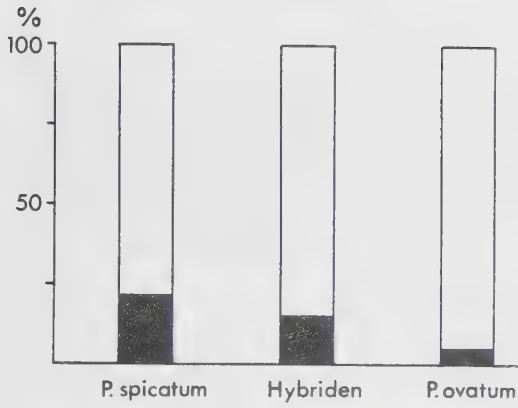
Abb. 3.5: Beispiele für verschiedene Blattrosetten bei *P. spicatum*



Abb. 3.4: Grundblätter einer Population von *P. spicata* (Bot. Garten)

Die Anthocyan synthese wird meist durch verschiedene Aussenfaktoren beeinflusst. Sie ist u.a. abhängig von der Lichtintensität und der Temperatur (HESS 1976). Bei Blüten der *Petunia*-Hybriden konnte gezeigt werden, dass diese beiden Faktoren massgeblich bei der Ausbildung des Farbstoffes beteiligt sind (KÜHN 1965).

Nicht ausser acht gelassen werden darf aber, dass neben den Blättern auch die Blüten der beiden *Phyteuma*-Arten Anthocyane enthalten und zwar nicht nur die der schwarzviolett blühenden *P. ovatum*. Nach DENFFER (1978) enthält der Zellsaft von weissen Blüten meist farblose Modifikationen der Anthocyane (sog. Leukoanthocyanidine). Es kann deshalb ohne chemische Analyse des Blütenfarbstoffes keine Aussage darüber gemacht werden, ob das Merkmal Anthocyan stärker ausgebildet ist bei höherer Lichtintensität und tieferen Temperaturen (*P. ovatum*) oder bei schwächerer Lichtintensität und höheren Temperaturen (*P. spicata*).



- ☐ Pflanzen ohne Anthocyanflecken
- ☒ Pflanzen mit Anthocyanflecken

Abb. 3.6: Verbreitung des Merkmals Anthocyan bei *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden

Blattrand

Da beinahe jedes Blatt eine etwas andere Blattrandzählung (Abb. 3.4) aufweist, bereitete die Klassifizierung dieses Merkmals einige Schwierigkeiten. Abb. 3.7 zeigt die Häufigkeitsverteilung der unterschiedenen Blattrandtypen, die ich in neun Klassen zusammenfasste, bei beiden Arten. Daraus geht hervor, dass sich die beiden Arten in bezug auf die Blattrandzählung nicht unterscheiden. Nach SCHULZ (1904) hat *P.spicatum* eher leicht doppelt gekerbt-gesägte Blätter und *P.ovatum* scharf doppelt gesägte (Kap. 3.1). Das Merkmal streut stark sowohl innerhalb als auch zwischen den Populationen.

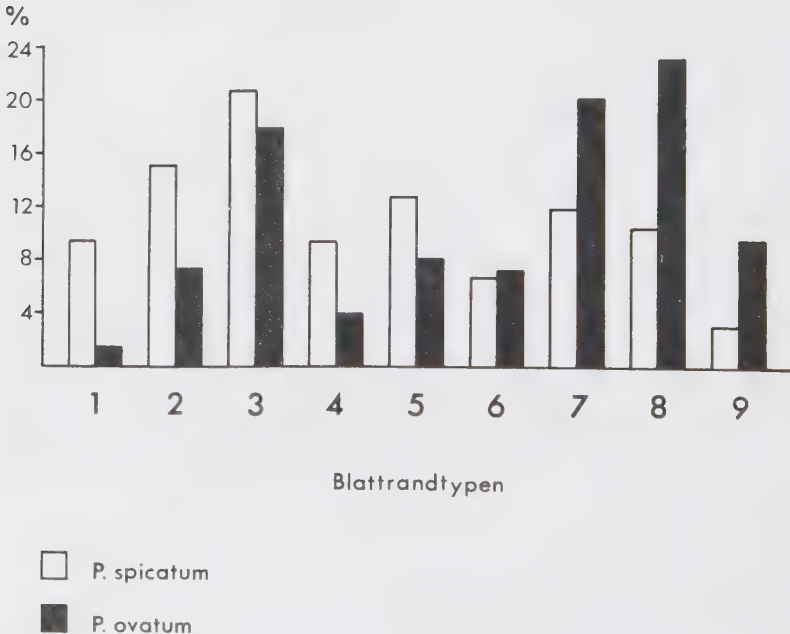


Abb. 3.7: Verteilung der Blattrandtypen bei *P. spicatum* und *P. ovatum*

Unterschiede zwischen den Populationen

Beide *Phyteuma*-Arten zeichnen sich in vielen morphologischen Merkmalen, vor allem im vegetativen Bereich, durch eine sehr grosse Variabilität aus. Es stellt sich nun die Frage, ob die von mir untersuchten Populationen aufgrund Ihrer Merkmalsausprägung deutlich voneinander unterschieden werden können und welche Merkmale bei der Unterscheidung dieser Populationen von Bedeutung sind.

Ein geeignetes statistisches Verfahren zur Klärung dieser Frage ist die kanonische Diskriminanzanalyse (PROC CANDISC, Kap. 3.2.2). Dazu werden Linearkombinationen (kanonische Variablen) der ursprünglichen Variablen berechnet, welche die Unterschiede zwischen den vorgegebenen Gruppen bezüglich der ausgewerteten Merkmale maximieren. Diese werden ihrem Informationsgehalt entsprechend geordnet. Das Streudiagramm der ersten beiden kanonischen Variablen entspricht der Projektion der Gruppenmittelpunkte auf diejenige Ebene, in der die Distanzen zwischen den Gruppen (Mahalanobis-Distanz) mit dem geringsten Fehler wiedergegeben sind. In der Auswertung wurden die in Tab. 3.1 aufgeführten Merkmale berücksichtigt.

Die erste Diskriminanzfunktion mit einem Eigenwert von 4.72 (= Mass für das maximierte Verhältnis von Zwischengruppen- zu Innergruppenvarianz) beschreibt 57% der Gesamtvariation, die zweite mit einem Eigenwert von 1.23 noch 14.9%. Zusammen umfassen sie bereits 72% der Gesamtvariabilität (Tab.3.2).

Tab. 3.2: Varianzen der Diskriminanzvariablen

Kanonische Variable	Eigenwert	Rel. Anteil an der tot. Varianz (%)	Kumulierter Anteil (%)
Can 1	4.72	57.26	57.26
Can 2	1.23	14.89	72.15
Can 3	0.76	9.17	81.32
Can 4	0.57	6.93	88.25

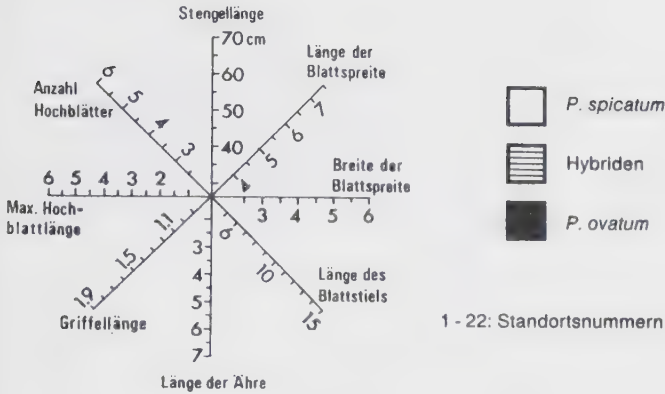
Die standardisierten Gewichtungsfaktoren (standardisierte kanonische Koeffizienten) drücken den relativen Beitrag jedes Merkmals zu den Diskriminanzfunktionen aus und ermöglichen deren Interpretation. Sie sind in Tab. 3.3 zusammengestellt.

Tab. 3.3: Standardisierte kanonische Koeffizienten

Merkmal	Can 1	Can 2	Can 3
Stengellänge	0.88	-0.22	-0.37
Länge d. Blattspreite	0.14	-0.13	0.27
Breite d. Blattspreite	-0.39	1.04	0.74
Länge d. Blattstiels	0.10	-1.04	0.57
Länge d. Ähre	-0.46	-0.53	-0.39
Länge der Petalen	-0.45	0.91	-0.76
Griffellänge	2.02	-0.08	0.59
Länge der Sepalen	-0.48	0.09	-0.17
Max. Hochblattlänge	-0.19	0.32	0.39
Anzahl Hochblätter	0.10	-0.05	0.08

Bei der ersten kanonischen Variablen erhalten vor allem die Merkmale Stengelhöhe und Griffellänge eine sehr hohe positive Ladung. Bei der zweiten Variablen sind die Merkmale Breite der Blattspreite, Länge der Petalen und Länge des Blattstiels besonders bedeutsam, wobei die ersten beiden positive Ladungen aufweisen und das letztere eine negative. In Abb. 3.8 sind die ersten beiden Diskriminanzfunktionen gegeneinander aufgetragen. Um die Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen für alle Merkmale deutlich aufzuzeigen, wurden anstelle der Gruppenmittelpunkte Sterndiagramme der jeweiligen Population gezeichnet.

Erläuterungen zu Abb. 3.8:



Die erste kanonische Variable, bei der die Griffellänge die höchste Ladung erhält, trennt vor allem die Standorte mit *P. spicatum* von denen mit *P. ovatum* und Hybriden. Die zweite kanonische Variable, die hohe Ladungen für die Merkmale Länge der Blattspreite und Länge des Blattstiels erhält, trennt zwischen Standorten innerhalb der Arten. Beide Arten liegen bei dieser Variablen im selben Bereich. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen sind zum Teil recht gross, vor allem innerhalb von *P. spicatum*. Die grösste Distanz (nach Mahalanobis) besteht zwischen den Standorten Hörnli 2 (5) und Rafz (2). Sie ist einerseits durch das Merkmal Stengellänge gegeben. Die durchschnittliche Stengellänge am Standort Hörnli 2 beträgt 36 cm, diejenige von Rafz 61 cm. Andererseits unterscheiden sich die beiden Populationen stark in der Länge des Blattstiels (Hörnli 2: 6,2 cm, Rafz: 10,5 cm). Interessanterweise ist die Distanz zwischen den Populationen Rafz und Hörnli 2 grösser als alle Distanzen zwischen Rafz und den Standorten mit *P. ovatum*. Auch bei den übrigen Populationen spielen die Merkmale des vegetativen Bereichs (Stengellänge und Blattgrösse) zur Unterscheidung eine wichtige Rolle. Die Standortsunterschiede sind für alle untersuchten Merkmale hochsignifikant. Dies konnte mit einer Varianzanalyse gezeigt werden (Tab. 3.4). Die Anzahl Populationen sowie die Anzahl der Individuen pro Population sind aus Tab. 3.1 ersichtlich. Die Unterschiede sind am grössten für die Merkmale Griffellänge und Stengellänge. Im weiteren tragen die drei Merkmale, die die Blattgrösse bestimm-

men, zu Unterschieden zwischen den Populationen bei. Die Populationen Weisstannental 1 (14) und Weisstannental 2 (15), die nur ca. einen Kilometer voneinander entfernt sind, sind multivariat, d.h. unter Einbezug aller untersuchten Merkmale, gut getrennt. Sie unterscheiden sich vor allem in der Griffellänge und in der Länge der Ähre (vgl. Stern-diagramme). Am Standort Maderanertal 1 fällt speziell die Grösse der Pflanzen auf. Sie weisen hier für fast alle untersuchten Merkmale sehr hohe Werte auf, was im Zusammenhang mit den Standortsbedingungen stehen könnte. Die Pflanzen gedeihen hier in einer sehr nährstoffreichen (stark gedüngten) und daher artenarmen Wiese (Kap. 7.3).

Tab. 3.4: Univariate Varianzanalyse

Merkmal	F-Wert
Stengellänge	20.26
Länge d. Blattspreite	9.11
Breite d. Blattspreite	12.41
Länge des Blattstiels	15.21
Länge der Ähre	7.34
Länge der Petalen	27.47
Griffellänge	53.80
Länge der Sepalen	7.48
Max. Hochblattlänge	7.91
Anzahl Hochblätter	5.02

$P < 0.001$

Mit einer andern Methode der Diskriminanzanalyse (PROC DISCRIM, Kap. 3.2.2) kann gezeigt werden, wie gut die einzelnen Individuen in die bereits vorgegebenen Gruppen (im vorliegenden Fall Populationen), aufgrund der untersuchten Merkmale, klassiert werden (Tab. 3.5). 80% der Pflanzen der Population Waldegg wurden richtig zugeordnet, die restlichen 20% aufgrund der Merkmalsausprägung drei weiteren Populationen. Bei zwei Standorten (Walenstadterberg und Weisstannental) wurden 100% richtig bestimmt, beim Standort Bachtel dagegen nur 63%. Dies zeigt, dass trotz der grossen Variabilität der Pflanzen, die betrachteten Populationen mehr oder weniger deutlich voneinander unterschieden werden können. Es handelt sich hier um lokale Populationen, die durch ihre Umwelt geprägt sind (CLAUSEN, KECK und HIESEY 1939).

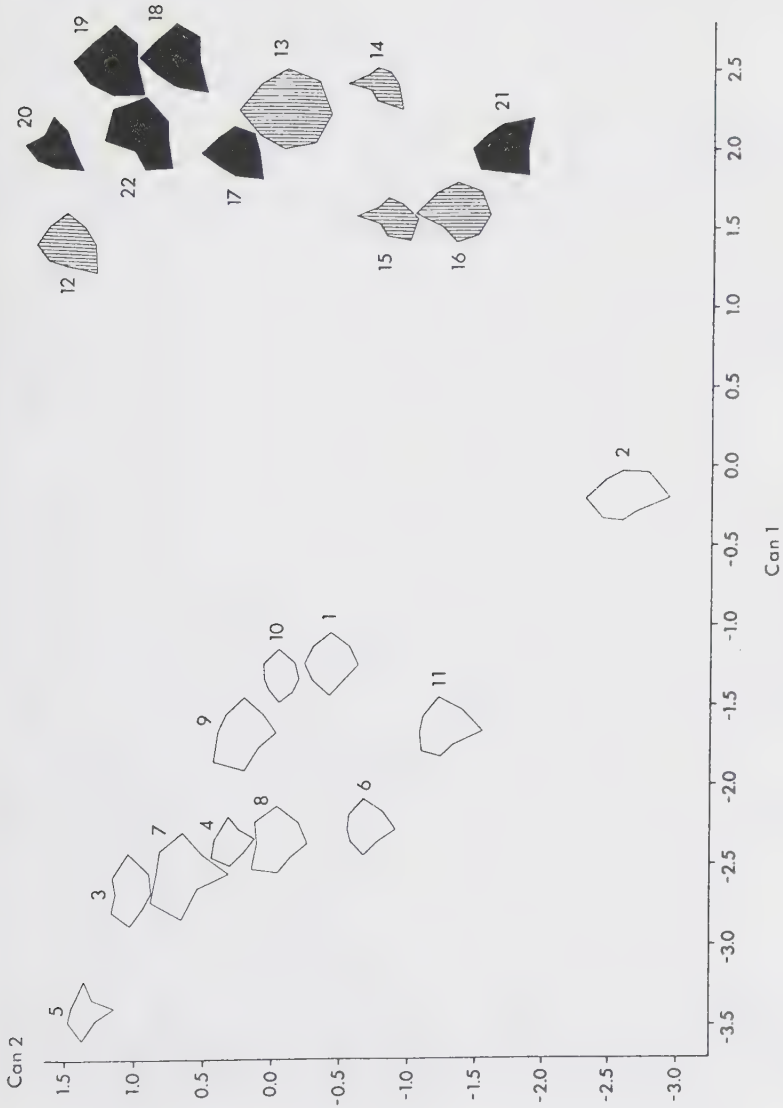


Abb. 3.8: Diskriminanzanalyse

Tab. 3.5a: Diskriminanzanalyse (Klassifikation)
Prozentuale Zuordnung zu den betreffende Populationen

Von Population (Nr.)	Klassiert in Population (Nr.)										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	80.0	0.0	0.0	5.0	0.0	10.0	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0
2	0.0	95.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.3	0.0	0.0	0.0
3	0.0	0.0	66.8	0.0	4.7	4.8	0.0	9.5	9.5	4.7	0.0
4	4.8	0.0	0.0	90.5	0.0	0.0	0.0	0.0	4.7	0.0	0.0
5	0.0	0.0	0.0	4.7	85.7	4.8	4.8	0.0	0.0	0.0	0.0
6	4.5	0.0	4.6	4.5	0.0	63.6	4.6	13.6	4.6	0.0	0.0
7	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0	5.0	75.0	5.0	10.0	0.0	0.0
8	0.0	0.0	14.3	0.0	0.0	4.8	4.8	66.6	9.5	0.0	0.0
9	9.1	0.0	0.0	0.0	4.5	0.0	4.6	4.5	72.7	4.6	0.0
10	4.7	4.8	0.0	4.7	4.8	4.7	0.0	0.0	0.0	86.8	9.5
11	8.7	0.0	0.0	0.0	0.0	4.3	0.0	0.0	0.0	0.0	87.0
12	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
13	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
14	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
15	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
16	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
17	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
18	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0
19	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
20	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
21	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
22	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total	5.1	5.0	4.2	5.0	4.6	4.8	4.2	4.8	5.7	3.7	4.8

Von Popula- tion (Nr.)	Klassiert in Population (Nr.)											
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
10	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
11	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
12	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
13	0.0	86.4	0.0	4.6	0.0	0.0	4.5	0.0	0.0	0.0	0.0	
14	0.0	0.0	94.4	0.0	5.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.5	
15	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
16	5.0	0.0	0.0	0.0	90.0	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0	0.0	
17	4.7	0.0	4.8	0.0	9.5	76.2	4.8	0.0	0.0	0.0	0.0	
18	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	65.0	15.0	10.0	0.0	0.0	
19	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.5	90.9	4.6	0.0	0.0	
20	0.0	0.0	4.7	0.0	4.8	0.0	4.7	4.8	81.0	0.0	0.0	
21	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.2	0.0	0.0	95.8	0.0	
22	0.0	5.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0	85.0	
Total	4.0	4.4	4.2	3.9	4.8	3.7	4.0	5.7	4.4	5.0	4.0	

Verpflanzungsexperimente

Pflanzen verschiedener Standorten wurden im Botanischen Garten unter mehr oder weniger gleichen Bedingungen kultiviert. Da sie auf die Verpflanzung zum Teil sehr schlecht reagierten, pflanzte ich sie direkt in Gartenbeete und nicht in Töpfe mit Einheitserde.

Die beiden *Phyteuma*-Arten haben rübenartige Wurzeln und fast keine Feinwurzeln. Dass solche Pflanzen sich sehr schlecht verpflanzen lassen, ist allgemein bekannt. Ungefähr die Hälfte derselben ging bereits zu Beginn der Untersuchungen zugrunde. Die kultivierten Pflanzen wurden nach zwei Jahren auf die gleiche Weise, wie jene von natürlichen Standorten, untersucht und mit diesen verglichen. Die Ergebnisse sind in Tab. 3.6 zusammengefasst. Auf die statistischen Analysen, wie sie bei den Populationsstudien angewandt wurden, musste leider wegen der zum Teil sehr geringen Anzahl Pflanzen pro Population verzichtet werden. Trotzdem können gewisse Aussagen gemacht werden; in Abb. 3.9 sind die Ergebnisse zur besseren Interpretation graphisch dargestellt.

Vergleicht man die kultivierten Pflanzen mit denen am natürlichen Standort, so fällt auf, dass die Populationen in vielen Merkmalen auf die veränderten Umweltbedingungen reagierten. Die grössten Veränderungen waren bei den Pflanzen der Hybridpopulation Walenstadterberg zu beobachten, die generell viel höher wurden als am natürlichen Standort. Die meisten Merkmale haben bei dieser Population an Grösse deutlich zugenommen, was möglicherweise darauf zurückzuführen ist, dass die Versuchspflanzen am Rande des Gartens eingepflanzt wurden, wo man kurz zuvor ein Stück Wiese umgegraben hatte, und deshalb auf eher nährstoffreicherem Boden wuchsen als die andern.

Im allgemeinen reagierten die meisten Pflanzen im Versuchsgarten mit einer Vergrösserung ihrer Organe.

Tab. 3.6: Vergleich von Mittelwert und Streuung der untersuchten Merkmale zwischen kultivierten Pflanzen und Pflanzen am natürlichen Standort

Merkmal	Population Waldegg		Population Wettswil	
	natürlicher Standort n=20	kultiviert Bot. Garten n=5	natürlicher Standort n=21	kultiviert Bot. Garten n=11
St	48.94±17.76	50.13± 4.52	38.31± 6.55	47.75± 4.11
L	5.41± 1.55	5.94± 1.08	5.24± 1.02	5.21± 0.81
B	4.64± 1.24	4.98± 0.88	5.39± 0.59	4.90± 0.67
S	9.71± 3.12	13.00± 3.50	10.27± 1.58	10.64± 2.14
Bl	4.64± 1.76	7.10± 0.58	3.80± 1.02	5.89± 3.27
C	0.97± 0.12	1.26± 0.05	1.05± 0.10	1.31± 0.10
G	1.25± 0.15	1.50± 0.06	1.22± 0.10	1.53± 0.10
K	0.29± 0.09	0.29± 0.04	0.31± 0.05	0.26± 0.04
Hmax	4.22± 1.95	3.54± 1.71	4.13± 1.33	2.94± 1.43
HAnz	3.80± 2.24	7.60± 3.21	4.00± 1.92	4.27± 1.10
	Population Bachtel		Population Walchwilerberg	
	natürlicher Standort n=22	kultiviert Bot. Garten n=16	natürlicher Standort n=22	kultiviert Bot. Garten n=6
St	40.70± 4.93	50.42±10.41	50.34± 8.92	45.67± 6.65
L	5.09± 0.86	6.29± 1.10	5.51± 1.32	4.97± 1.53
B	4.43± 0.81	5.25± 0.81	4.88± 1.11	4.02± 0.30
S	9.86± 2.30	10.11± 2.82	9.82± 2.22	8.13± 2.88
Bl	5.15± 1.18	6.39± 1.37	5.15± 1.18	5.42± 1.37
C	1.00± 0.11	1.30± 0.09	1.08± 0.13	1.29± 0.09
G	1.18± 0.12	1.52± 0.15	1.25± 0.16	1.66± 0.14
K	0.27± 0.06	0.30± 0.05	0.30± 0.07	0.33± 0.05
Hmax	3.37± 1.15	3.08± 1.29	4.99± 1.15	3.62± 1.56
HAnz	3.27± 1.16	4.27± 1.94	5.64± 1.94	5.83± 1.83
	Population Walenstadterberg		Population Seewis	
	natürlicher Standort n=16	kultiviert Bot. Garten n=9	natürlicher Standort n=20	kultiviert Bot. Garten n=7
St	52.99± 8.61	68.33± 6.77	59.61±10.65	43.86± 5.23
L	5.41± 1.17	8.61± 1.59	5.64± 0.93	4.79± 1.06
B	4.52± 0.93	6.81± 1.67	5.07± 0.97	4.63± 0.46
S	9.37± 3.05	14.53± 2.44	11.67± 1.90	5.54± 1.63
Bl	4.73± 1.27	8.46± 1.75	4.19± 1.65	5.29± 1.84
C	1.48± 0.19	1.41± 0.13	1.35± 0.09	1.41± 0.14
G	1.76± 0.15	1.87± 0.18	1.89± 0.17	1.89± 0.16
K	0.29± 0.06	0.30± 0.06	0.32± 0.09	0.29± 0.05
Hmax	2.96± 0.86	4.11± 1.95	3.57± 1.57	2.34± 0.89
HAnz	3.81± 1.42	4.85± 1.77	3.85± 2.16	4.43± 1.72

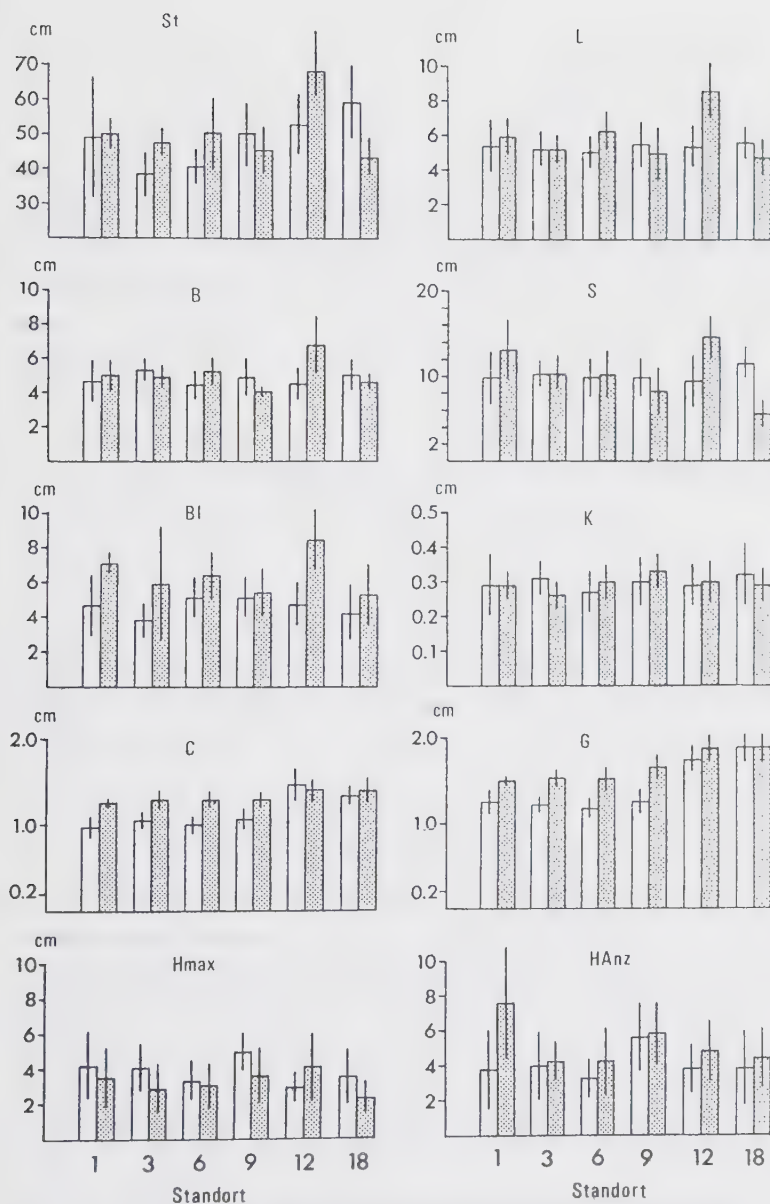


Abb. 3.9: Plastizität bei Populationen von *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden

□ natürlicher Standort

■ kultiviert

Plastizität bei einzelnen Merkmalen:

Stengellänge

Die Stengellänge hat deutlich zugenommen bei den Populationen Wettswil, Bachtel und Walenstadterberg, deutlich abgenommen bei der Population Seewis. Bei den übrigen kann angesichts der grossen Streuung und der viel geringeren Anzahl der kultivierten Pflanzen keine Aussage gemacht werden. Trotz dieser Reaktion auf die neuen, mehr oder weniger gleichen Standortsbedingungen, sind immer noch Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen vorhanden.

Blattgrösse (Länge und Breite der Blattspreite, Länge des Blattstiels)

Diese Werte haben sich bei einigen Populationen vergrössert, bei den andern dagegen verkleinert. Da die Veränderungen aber meist im Streuungsbereich liegen und, wie bereits erwähnt, die Anzahl der kultivierten Pflanzen zum Teil recht klein ist, kann nicht von einer generellen Tendenz gesprochen werden. Eine Ausnahme bilden wiederum die Populationen Walenstadterberg und Seewis, bei denen sich die durchschnittliche Länge des Blattstiels stark verändert hat. Auch bei diesen Merkmalen sind die Unterschiede zwischen den Standorten immer noch sichtbar.

Blütenmerkmale

Die Blütenstände zeigen bei den kultivierten Pflanzen generell eine Tendenz zur Vergrösserung. Unterschiede zwischen den Populationen sind auch hier immer noch vorhanden. Bei der Kelchblattlänge sind die Veränderungen sehr gering. Sie liegen meist innerhalb des Streuungsbereichs und sind wohl eher zufällig.

Die beiden eng korrelierten Merkmale Griffellänge und Petalenlänge haben sich vor allem bei den Populationen von *P. spicatum* gegenüber den Pflanzen am natürlichen Standort deutlich vergrössert, bei der Hybridpopulation und bei *P. ovatum* konnte nur eine unwesentliche Veränderung festgestellt werden. Die Unterschiede in der Griffellänge zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* sind immer noch vorhanden, aber bedeutend kleiner als bei den

untersuchten Populationen am natürlichen Standort.

Eine interessante Veränderung beobachtete ich bei der Population Seewis (*P. ovatum*). Die sonst schwarzvioletten Blüten waren bei den kultivierten Pflanzen nach zwei Jahren auffallend heller. Das Farbenspektrum der Blüten war ähnlich wie bei Hybridpopulationen, wobei die dunkleren Farben vorherrschten. Ein Blütenstand war von dunkelrot- violetter Farbe. Dies könnte ein weiterer Hinweis dafür sein, dass die Anthocyanbildung durch ökologische Faktoren beeinflusst wird.

Hochblätter

Sowohl die maximale Hochblattlänge als auch die Anzahl der Hochblätter haben sich bei fast allen Populationen in Kultur verändert, jedoch in Anbetracht der grossen Streuung in den meisten Fällen nur unwesentlich. Die Variabilität innerhalb und zwischen den Populationen ist aber gleich geblieben.

Die Verpflanzungsexperimente haben gezeigt, dass die Plastizität nicht bei allen untersuchten Merkmalen gleich gross ist. Vor allem die Griffellänge und die mit ihr stark korrelierte Petalenlänge zeigen eine grosse plastische Reaktion, wobei diese nur in einer Richtung verläuft, nämlich in einer Vergrösserung der betreffenden Organe. Die Unterschiede zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* sind inbezug auf diese beiden Merkmale aber immer noch vorhanden, wenn auch in verringertem Ausmass.

Die Variabilität innerhalb und zwischen den Populationen ist bei den im Versuchsgarten kultivierten Pflanzen immer noch vorhanden, ein Hinweis darauf, dass sie trotz der teilweise grossen Plastizität genetisch bedingt ist. Ein grosser Teil dieser Variabilität ist auch auf die ausschliessliche Fremdbestäubung (Kap. 5) der Pflanzen zurückzuführen. Allogamie führt zu einer Steigerung der Rekombinationsrate und demzufolge auch zu einer Erhöhung der genetischen Variationsbreite (STEBBINS 1968).

Unterschiede zwischen den Arten

Zur Unterscheidung der beiden sehr variablen Arten *P. spicatum* und *P. ovatum* wurden folgende statistische Verfahren eingesetzt: Die Hauptkomponenten- und die Diskriminanzanalyse (Kap. 3.2.2). Bei diesen multivariaten Methoden handelt es sich um Verfahren zur Reduktion der Dimensionalität der Datensätze. In beiden Fällen werden Linearkombinationen (Hauptkomponenten resp. kanonische Variablen) der ursprünglichen Variablen berechnet und diese ihrem Informationsgehalt entsprechend geordnet. Der Unterschied zwischen den beiden Analysen besteht im Optimalitätskriterium. Während bei der Diskriminanzanalyse die optimale Trennung zwischen den vorgegebenen Gruppen im Vordergrund steht (siehe auch Unterschiede zwischen den Populationen), liegt das Ziel bei der Hauptkomponentenanalyse in der Maximierung der Varianz.

Hauptkomponentenanalyse:

Die folgende Analyse wurde mit der Prozedur PRINCOMP (SAS INSTITUTE INC. 1982b), basierend auf der Korrelationsmatrix, ausgeführt.

In Tab. 3.7 sind die Korrelationen zwischen den einzelnen Merkmalen aufgeführt. Wie in Kap. 3.2.2 erwähnt, wurden die Daten transformiert (logarithmisch), damit die Voraussetzung der Normalverteilung erfüllt war.

Am stärksten sind die Merkmale Griffellänge und Petalenlänge miteinander korreliert. Des weiteren stehen die Merkmale Stengellänge, Länge und Breite der Blattspreite und Länge des Blattstiels in enger Korrelation zueinander. Die Merkmale Griffel- und Stengellänge, in denen sich die beiden Arten am stärksten unterscheiden, weisen ebenfalls noch eine gewisse Korrelation auf.

Tab. 3.8 zeigt für die ersten drei Hauptkomponenten deren Varianz (Eigenwert) und den Anteil an der Summe der Varianzen.

Die erste Hauptkomponente mit einem Eigenwert von 3.91 erklärt 40% der Varianz, die zweite mit einem Eigenwert von 1.85 noch 20%. Die ersten drei zusammen umfassen 70% der totalen Varianz. Die Zusammensetzung der einzelnen Hauptkomponenten geht aus Tab. 3.9 hervor.

Tab. 3.7: Korrelationsmatrix

	St	L	B	S	Bl	C	G	K	Hmax	HAnz
Stengel- länge	1.00	0.51	0.40	0.57	0.32	0.45	0.54	0.11	0.19	0.22
Länge d. Blattsp.	0.51	1.00	0.74	0.60	0.41	0.24	0.22	0.25	0.40	0.29
Breite d. Blattsp.	0.40	0.74	1.00	0.61	0.33	0.23	0.11	0.36	0.43	0.32
Länge d. Blattst.	0.57	0.60	0.61	1.00	0.28	0.23	0.25	0.10	0.21	0.27
Länge d. Blütenst.	0.32	0.41	0.33	0.28	1.00	-0.00	-0.05	0.13	0.39	0.41
Länge d. Petale	0.45	0.24	0.23	0.23	-0.00	1.00	0.84	0.38	0.16	0.13
Griffel- länge	0.54	0.22	0.11	0.25	-0.05	0.84	1.00	0.18	0.04	0.03
Länge d. Sepale	0.11	0.25	0.36	0.10	0.13	0.38	0.18	1.00	0.40	0.36
Max. Hoch- blatttl.	0.19	0.40	0.43	0.21	0.39	0.16	0.04	0.40	1.00	0.51
Anz. Hoch- blätter	0.22	0.29	0.32	0.27	0.41	0.13	0.03	0.36	0.51	1.00

Tab. 3.8: Varianzen der Hauptkomponenten

Hauptkom- ponente	Varianz (Eigenwert)	Rel. Anteil an d. tot. Varianz	Kumulierter Anteil
P1	3.917	0.392	0.392
P2	1.860	0.186	0.578
P3	1.299	0.130	0.708

Abb. 3.10 zeigt die beiden Streudiagramme der ersten drei Hauptkomponenten. Bei der ersten Hauptkomponenten erhalten alle Variablen eine ähnliche positive Ladung. Die Blattgrößenmerkmale und die Stengellänge, die alle miteinander korreliert sind, sind etwas stärker gewichtet (Tab. 3.9). Diese Hauptkomponente, die allgemein die Grösse der Merkmale repräsentiert, trennt die Arten nicht. Die zweite Hauptkomponente, die vorwiegend durch die beiden sehr eng korrelierten Merkmale Petalenlänge und Griffellänge bestimmt wird, trennt *P. spicatum* von *P. ovatum* und die Hybridpopulationen ab. *P. ovatum* und die Hybriden können aber aufgrund der morphologischen Merkmale nicht getrennt werden. Bei der

dritten Hauptkomponenten erhalten die Merkmale Kelchlänge, maximale Hochblattlänge und Anzahl Hochblätter die höchste Ladung. Auch die dritte Hauptkomponente vermag die drei Gruppen nicht zu trennen. Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Unterschiede zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* vorwiegend auf den Merkmalen Griffellänge und Petalenlänge beruhen.

Tab. 3.9: Koeffizienten (Eigenvektoren) der Hauptkomponententransformation

Merkmal	P1	P2	P3
Stengellänge	0.36	0.24	-0.28
Länge d. Blattspreite	0.40	-0.11	-0.25
Breite d. Blattspreite	0.39	-0.16	-0.16
Länge d. Blattstiels	0.36	0.00	-0.42
Länge der Ähre	0.26	-0.34	-0.08
Länge der Petalen	0.28	0.52	0.27
Griffellänge	0.24	0.59	0.10
Länge der Sepalen	0.25	-0.03	0.58
Max. Hochblattlänge	0.30	-0.29	0.35
Anzahl Hochblätter	0.28	-0.29	0.32

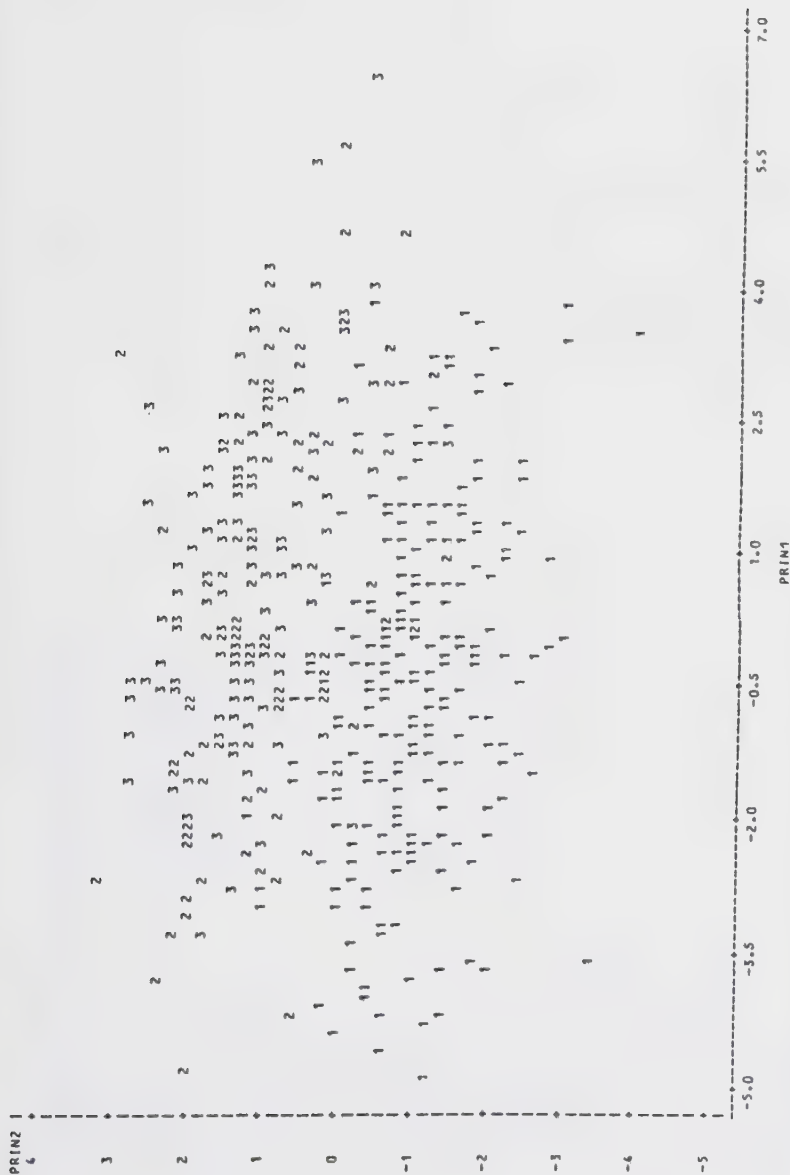


Abb. 3.10a: Streudiagramm der ersten beiden Hauptkomponenten



Abb. 3.10b: Streudiagramm der 1. und 3. Hauptkomponenten

Kanonische Diskriminanzanalyse

Das Verfahren ist dasselbe, wie es bereits bei den Populationsunterschieden beschrieben wurde. In diesem Fall sind die vorgegebenen Gruppen die Arten *P. spicatum*, *P. ovatum* und die Hybriden (3 Gruppen). Für die Diskrimination von drei Gruppen gibt es nur zwei Diskriminanzfunktionen, daher ist eine zweidimensionale Darstellung ohne Informationsverlust möglich. Die erste Diskriminanzfunktion mit einem Eigenwert von 3.43 (= Mass für das maximierte Verhältnis von Zwischengruppen- zu Innergruppenvarianz) beschreibt 96% der Gesamtvariation, die zweite mit einem Eigenwert von 0.14 nur noch 4%. Die standardisierten Gewichtungsfaktoren (standardisierte kanonische Koeffizienten), mit denen die einbezogenen Merkmale in die beiden Diskriminanzfunktionen eingehen, sind in Tab. 3.10 zusammengestellt.

Tab.3.10: Kanonische Koeffizienten

Merkmal	Can 1	Can 2
Stengellänge	0.61	-0.60
Länge d. Blattspreite	0.01	-0.09
Breite d. Blattspreite	-0.18	0.67
Länge d. Blattstiels	-0.04	0.19
Länge der Ähre	-0.45	-0.83
Länge der Petalen	-0.23	0.31
Griffellänge	1.89	0.01
Länge der Sepalen	-0.31	-0.29
Max. Hochblattlänge	-0.09	0.15
Anzahl Hochblätter	0.02	0.52

Bei der ersten kanonischen Variablen erhält vor allem das Merkmal Griffellänge eine sehr hohe positive Ladung, ebenfalls bedeutsam ist das Merkmal Stengellänge, das auch eine positive Ladung erhält. Eine etwas schwächere, negative Ladung weist das Merkmal Blütenstandsänge auf. Bei der zweiten Variablen sind wiederum die Merkmale Blütenstandsänge und Stengellänge bedeutsam, beide mit negativer Ladung, sowie die Merkmale Breite der Blattspreite und Anzahl Hochblätter, mit positiver Ladung. Abb. 3.11 zeigt das Streu-

diagramm der beiden Diskriminanzfunktionen. In dieser Darstellung sind zwei mehr oder weniger klar voneinander getrennte Gruppen sichtbar. Die eine Gruppe ist vorwiegend aus Pflanzen von *P. spicatum* zusammengesetzt, die andere aus solchen von *P. ovatum* und den Hybriden. Diese Trennung wird bewirkt durch die erste kanonische Variable, die, wie bereits erwähnt, vor allem durch die Griffellänge bestimmt wird. Die zweite kanonische Variable vermag die Arten nicht zu trennen.

Eine univariate Varianzanalyse (Tab. 3.11) ergibt hoch signifikante Unterschiede zwischen den untersuchten Gruppen in bezug auf die Merkmale Griffel-, Petalen- und Stengellänge. Ebenfalls noch hohe Signifikanz finden wir beim Merkmal Blütenstandsänge.

Tab. 3.11: Univariate Varianzanalyse

Merkmal	F-Wert	Signifikanz
Stengellänge	89.41	P<0.0001
Länge d. Blattspreite	2.14	P>0.05
Breite d. Blattspreite	4.38	P>0.05
Länge des Blattstiels	9.31	P<0.0001
Länge der Ähre	17.93	P<0.0001
Länge der Petalen	134.21	P<0.0001
Griffellänge	467.20	P<0.0001
Länge der Sepalen	1.55	P>0.05
Max. Hochblattlänge	4.89	P>0.05
Anzahl Hochblätter	4.44	P>0.05

Die Hauptkomponenten- und die Diskriminanzanalyse haben gezeigt, dass die beiden *Phyteuma*-Arten aufgrund der morphologischen Merkmale in erster Linie durch die Griffel- und die Petalenlänge unterschieden werden können. Im folgenden werde ich nur noch auf die Griffellänge eingehen, da die Petalenlänge mit dieser sehr eng korreliert ist. Als weiteres Unterscheidungsmerkmal hat sich die Stengellänge erwiesen. Sie ist aber viel weniger bedeutend als die Griffellänge. In Abb. 3.12 und 3.13. sind die Verteilungen der Merkmale Griffellänge und Stengellänge bei den drei untersuchten Gruppen dargestellt.

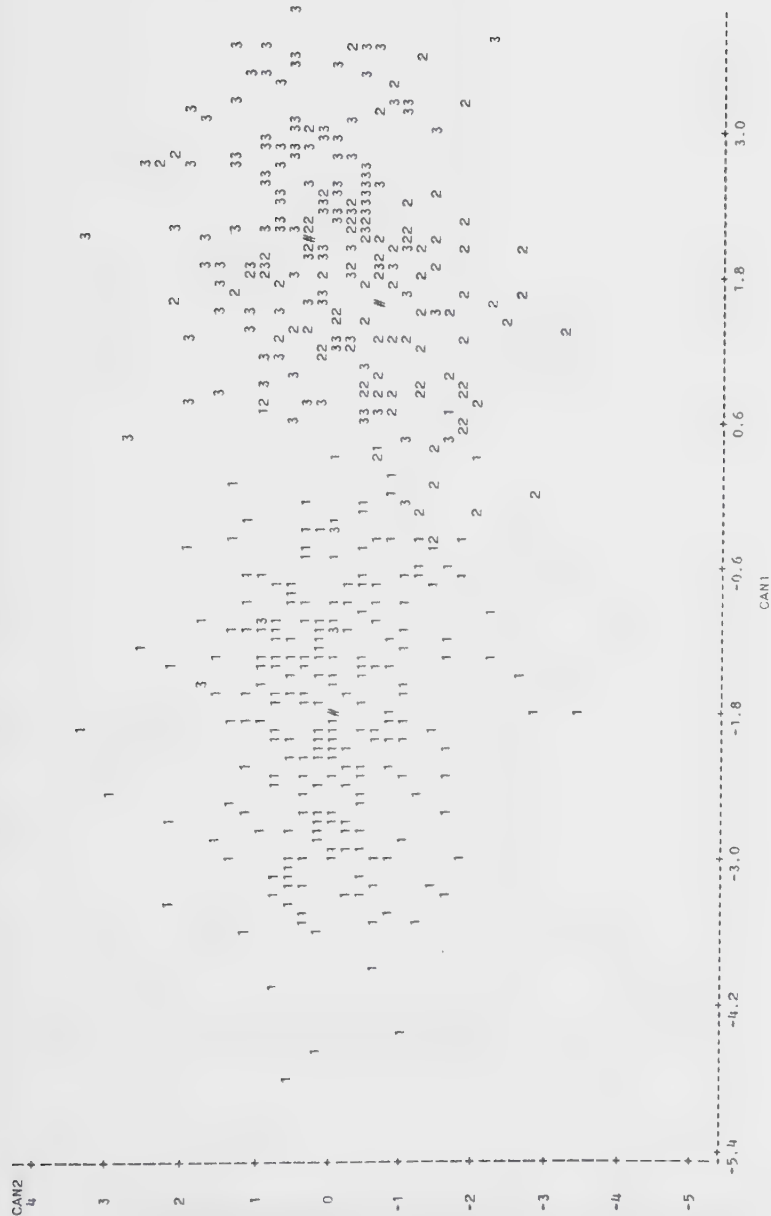


Abb. 3.11: Diskriminanzanalyse

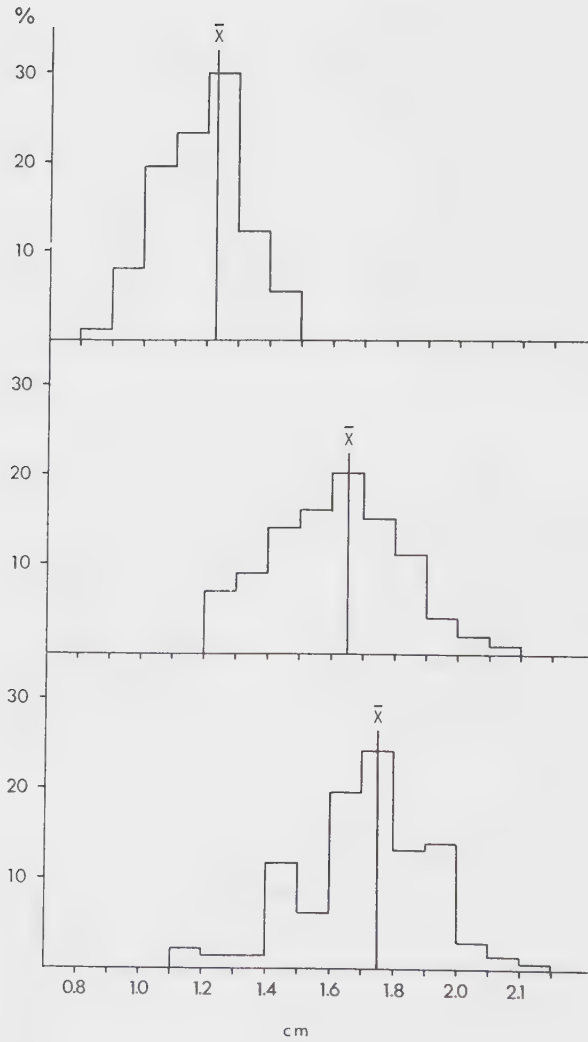


Abb. 3.12: Verteilung der Griffellänge bei *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden

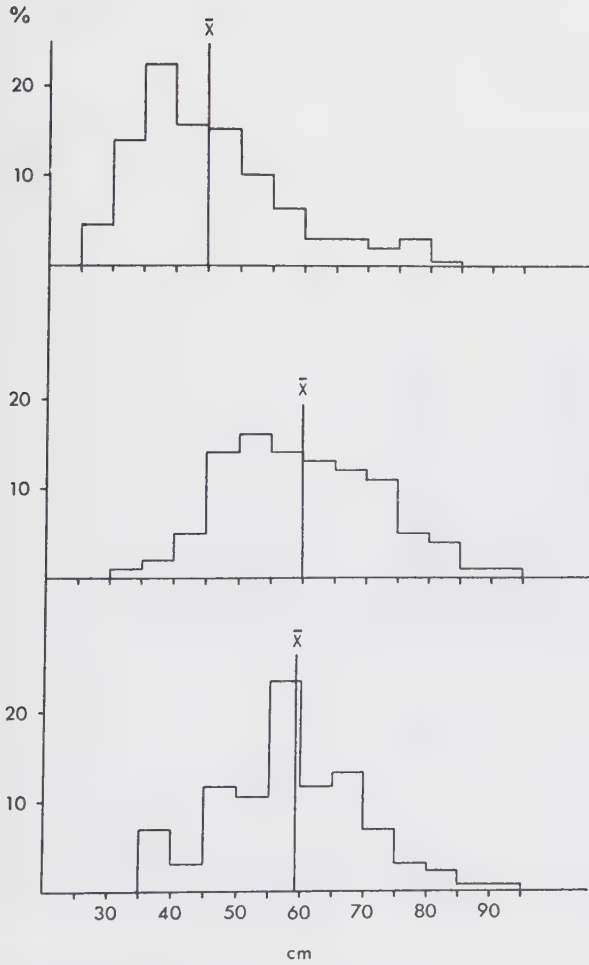


Abb. 3.13: Verteilung der Stengellänge bei *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden

Bei beiden Merkmalen gibt es eine klare Trennung zwischen *P. spicatum* und den beiden anderen Gruppen *P. ovatum* und Hybriden. Die Verteilung der Merkmale deckt sich bei den Hybriden mit jenen von *P. ovatum*, die Hybriden stehen nicht intermediär zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum*.

Untersuchungen bei Hybridpopulationen

Durch Kreuzungsexperimente (Kap. 5.6) konnte gezeigt werden, dass *P. spicatum* und *P. ovatum* gut miteinander kreuzbar sind. Ob aber aus diesen Kreuzungen fertile Hybriden hervorgehen, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht beantwortet werden. Hinweise darauf könnte aber das Studium der Hybridpopulationen am natürlichen Standort geben. So wurde bei allen Hybriden, zusätzlich zu den normalerweise untersuchten Merkmalen, die Farbe der Kronblätter und die des Pollens notiert. Die Farbe der Blüten ist das auffälligste und beste Unterscheidungsmerkmal zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum*. Die Untersuchungen ergaben, dass in den verschiedenen Hybridpopulationen bei den Kronblättern viele Farbnuancen zwischen weiss und schwarzviolett vorkommen. Ich unterschied etwa 20 verschiedene Farbtypen, die ich später, der besseren Übersichtlichkeit wegen, nochmals in Klassen zusammenfasste. Die Farbpalette reicht von weiss mit dunklen Spitzen über hellblau, hellblau mit dunkeln Spitzen, blau, dunkelblau, hellviolett bis hin zu schwarzviolett. Bei der Pollenfarbe unterschied ich 4 Typen. In Abb. 3.14 ist die Verteilung der Pollenfarben auf die in 9 Klassen zusammengefassten Blütenfarben dargestellt. Daraus kann abgeleitet werden, dass kein direkter Zusammenhang besteht zwischen Blütenfarben und Pollenfarben; tendenziell weisen aber violette Blüten eher purpurfarbenen Pollen auf.

Alle diese Beobachtungen lassen darauf schliessen, dass es sich bei diesen Hybridschwärmen nicht um eine sterile, intermediär zwischen den beiden Eltern stehende F1-Generation handelt, sondern um Populationen, die über mehrere Generationen durch freie Rekombination der Elternmerkmale entstanden sind. Die Entstehung der Hybridpopulationen ist mit grösster Wahrscheinlichkeit auf hybridogene Introgression zurückzuführen (HEISER 1973).

Interessant war es nun, herauszufinden, ob die reinen oder wenig hybridisierten Pflanzen von *P. spicatum* sich in den morphologischen Merkmalen deutlich unterscheiden von den reinen oder wenig hybridisierten Pflanzen von *P. ovatum*. Dies kann man auf einfache Weise

einem Streudiagramm zeigen (Abb. 3.15). Dazu benutzte ich die Merkmale Stengellänge und Griffellänge, da sie die beiden Arten am besten trennen (siehe Kap. Artunterschiede). Dargestellt sind die Pflanzen der Populationen Walenstadterberg, Maderanertal 1 und Weiss-tannental 2. Im Vergleich dazu sind in Abb. 3.16 alle untersuchten Populationen ebenfalls in Abhängigkeit von Stengellänge und Griffellänge dargestellt.

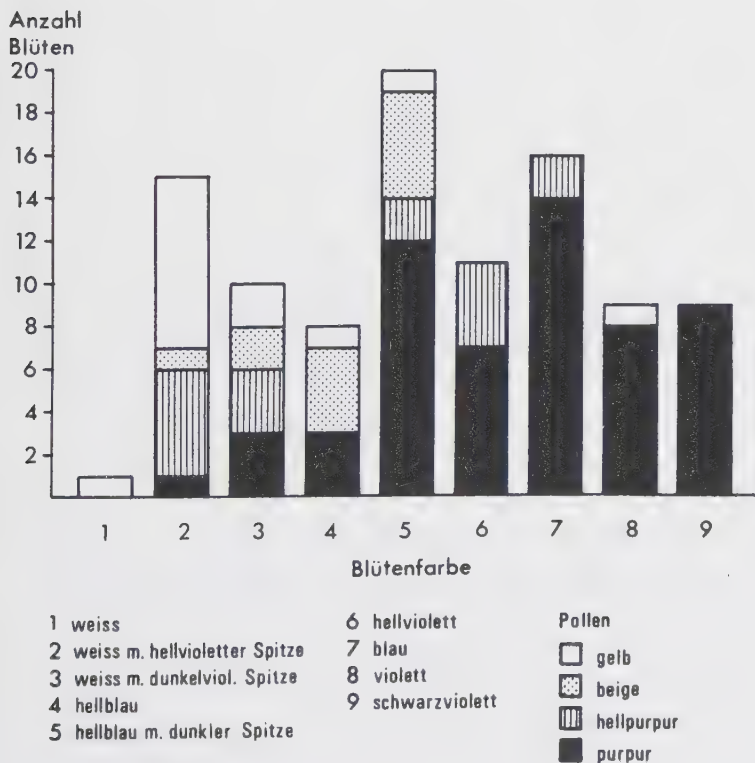


Abb. 3.14: Beziehung zwischen Blüten- und Pollenfarben

Legende zu Abb. 3.15:

-  Petalen weiss
-  Petalen weiss mit violetter Spitze
-  Petalen hellblau oder hellviolett mit dunkeln Spitzen
-  Petalen kräftig blau, violett
-  Petalen schwarzviolett
-  Pollen gelb
-  Pollen beige, hellpurpur
-  Pollen purpur

Bei den Hybridschwärmen gibt es keinen Zusammenhang zwischen Hybridisierungsgrad und der Griffel- oder der Stengellänge. Wenig hybridisierte Pflanzen von *P. spicatum* haben ebenso lange Griffel und Stengel wie reine oder wenig hybridisierte von *P. ovatum*. Im Gegensatz zu Abb. 3.16 gibt es innerhalb dieser Hybridpopulationen keine klar abgegrenzten Gruppen.

Nun stellt sich die Frage, ob es denn keine Standorte gibt, an denen nur reine *P. spicatum*-Populationen mit langen Griffeln vorkommen. Im Rahmen dieser Arbeit fand ich keine solchen Populationen. Die Auswahl der Standorte erfolgte nicht nach speziellen morphologischen Kriterien; ich versuchte vielmehr ein möglichst breites Spektrum an verschiedenen Pflanzengesellschaften zu berücksichtigen. Dabei habe ich vermutlich gewisse Regionen vernachlässigt, denn nach Abschluss der Untersuchungen fand ich am Bachtel II in einer Bergfromentalwiese (Kap. 7.3) eine Population mit reinen *P. spicatum*, die sehr lange Griffel hatten (Abb. 4. 17). Bei diesen Pflanzen habe ich dann nur noch die Griffellänge ausgemessen, da sie sich als wichtigstes Unterscheidungsmerkmal erwiesen hat. Sie betrug im Durchschnitt bei 15 ausgezählten Pflanzen 1.77 ± 0.15 cm. Diese Population weist demnach Griffellängen auf, wie die untersuchten Populationen von *P. ovatum* und die Hybridpopulationen.

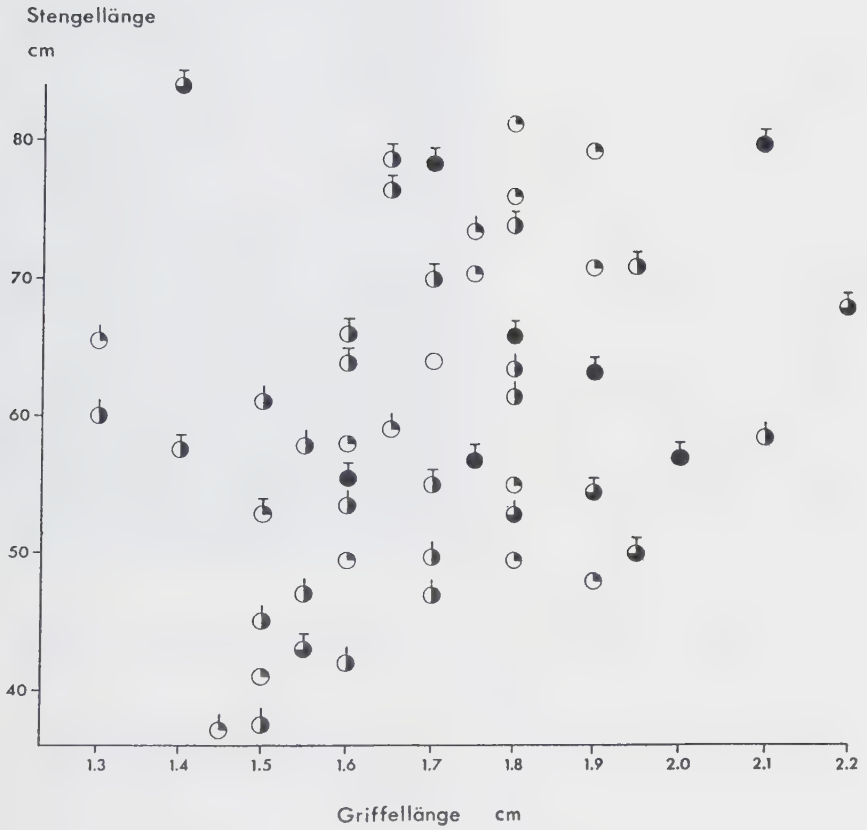


Abb. 3.15: Streudiagramm: Hybridpopulationen

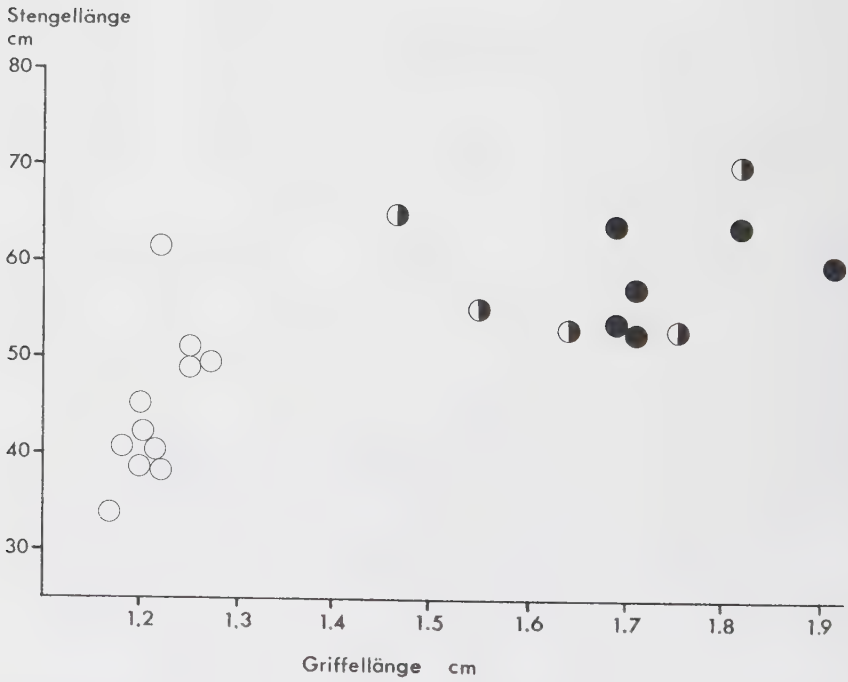


Abb. 3.16: Streudiagramm: *P. spicatum* (○), *P. ovatum* (●) und Hybriden (◐)

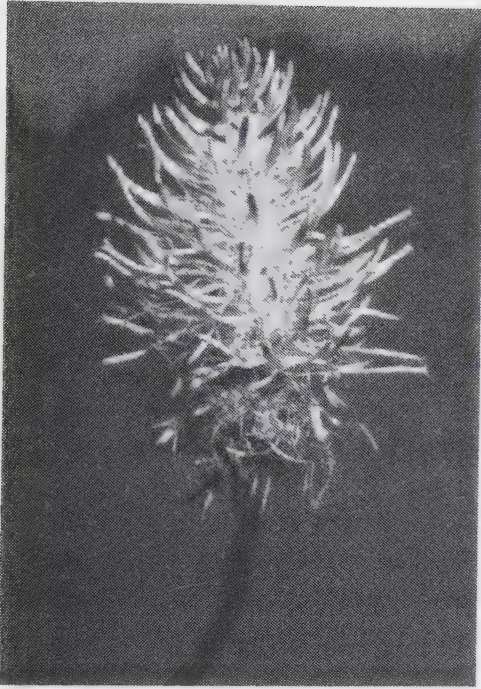


Abb. 3.17: *P. spicatum* mit langen Griffeln (Bachtel II)

3.2.4 Zusammenfassung und Diskussion

Artunterschiede

In meinen Untersuchungen konnte ich zeigen, dass sich die beiden Arten *P. spicatum* und *P. ovatum* nur in wenigen Merkmalen deutlich unterscheiden. Einige von SCHULZ (1904) erwähnten Unterschiede (Tab. 3.1) konnten durch meine Untersuchungen nicht bestätigt werden. Die Grundblätter sind bei beiden Arten wenig länger als breit, der Blattgrund variiert von tief herzförmig bis gestutzt. Dunkle Anthocyyanflecken konnten ebenfalls bei

beiden Arten festgestellt werden. Auch bei den Merkmalen Blattrand und Länge der Hüllblätter ergaben sich keine Unterschiede zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum*.

Mit Hilfe von statistischen Methoden konnte gezeigt werden, dass sich *P. spicatum* und *P. ovatum*, abgesehen von der Farbe, vor allem in der Griffellänge und, etwas weniger deutlich, in der Stengellänge unterscheiden. Die Stengellänge, die bei *P. ovatum* meist grösser ist, erwies sich aber als schlechtes Unterscheidungsmerkmal. Auch bei *P. spicatum* gibt es gelegentlich Populationen mit hohen Stengeln (Rafz). Andererseits zeichnet sich das Merkmal durch eine grosse Plastizität aus, bei den Pflanzen im Versuchsgarten waren diejenigen von *P. ovatum* kleiner als die von *P. spicatum*. Die Griffellänge zeigt ebenfalls eine grosse plastische Reaktion, die aber nach meinen Untersuchungen nur in einer Richtung verläuft, nämlich in einer Vergrösserung des Organs. Merkmale mit grosser Plastizität können sich schneller an neue Umweltbedingungen anpassen (BRADSHAW 1965). Ein langer Griffel kann für die Pflanze von Vorteil sein, denn ihre Attraktivität, die vor allem in der Pollenpräsentation liegt (Kap. 6), wird dadurch erheblich gesteigert. Besonders für *P. ovatum*, die häufig in Wiesen oder in Hochstaudenfluren mit vielen Konkurrenten um Bestäuber verbreitet ist, ist die Attraktivität der Blüten wichtig. Lange Griffel haben hier einen selektiven Vorteil. *P. spicatum* ist hauptsächlich im Wald verbreitet, wo (vor allem zur Blütezeit, Anfang Mai bis Mitte Juni) wenig Konkurrenten um Bestäuber vorhanden sind. Hier hat eine Steigerung der Attraktivität eine geringere Bedeutung.

Ein weiterer Hinweis für diese mögliche Selektion geben die Belsplele Bachtel II und die Hybridpopulationen, wo *P. spicatum* ebenfalls in Wiesen verbreitet ist und gleich lange Griffel aufweist wie *P. ovatum*.

Wenn die Selektion in der beschriebenen Richtung verläuft, kann vermutet werden, dass *P. spicatum* ursprünglicher ist als *P. ovatum*. Auch in der Blütenfarbe sind *P. spicatum* und *P. ovatum* gut an ihre Umgebung angepasst. Wie stark die Ausbildung von Anthocyan mit ökologischen Faktoren zusammenhängt, konnte nicht sicher nachgewiesen werden, da nur etwa 20 Pflanzen von *P. ovatum* in Gartenkultur überlebten. Bei diesen hat sich aber gezeigt, dass sich die Ausbildung des Farbstoffes durch Veränderungen der Umweltbedingungen ändern kann.

Weitere Hinweise dafür, dass es sich bei *P. spicatum* und *P. ovatum* nicht um deutlich gegeneinander abgegrenzte Arten handelt, liefern die Untersuchungen bei den

Hybridpopulationen. Die Merkmale Griffel- und Stengellänge korrelierten nicht mit dem Hybridisierungsgrad. Dass es sich bei diesen Populationen nicht um eigentliche Hybrid-schwärme zwischen zwei Arten handelt, zeigt auch die Tatsache, dass sie in bezug auf die untersuchten Merkmale (ausser der Farbe) nicht variabler sind als ihre "Eltern". Hybridisierung kann oft zu einer Erhöhung der Variabilität führen (LÜÖND & LÜÖND 1979).

Populationsunterschiede

Aufgrund der spezifischen Merkmalskombinationen können die einzelnen Populationen recht gut gegeneinander abgegrenzt werden. Dies konnte mit einer Diskriminanzanalyse gezeigt werden. Wie EHRlich & RAVEN (1969) feststellten, ist Genfluss über grössere Distanzen kaum zu erwarten. Die untersuchten Populationen, die meist grosse Distanzen zueinander aufweisen, stehen demnach kaum im Genaustausch zueinander. Die Grösse der Populationen variiert mehrheitlich zwischen 20 und 50 Pflanzen. Da die Pflanzen aber sehr zahlreich sind, kann nicht davon ausgegangen werden, dass die einzelnen Populationen vollkommen isoliert sind, sondern immer in Kontakt stehen zu Nachbarpopulationen und dadurch, wenn auch nur wenig, neues Genmaterial eingeführt wird. Dies kann zu einer Erhöhung der Variabilität an einem Standort führen, ohne dass es dadurch zu einer Vermischung des Erbgutes mit den Nachbarpopulationen kommt. Wie mit Kreuzungsversuchen (Kap. 6) gezeigt werden konnte, sind die Pflanzen stets auf Fremdbestäubung angewiesen, was eine wichtige Komponente in der Variabilität einer Population darstellt.

Zudem haben Verpflanzungsexperimente gezeigt, dass viele Merkmale eine grosse Plastizität aufweisen. Trotz dieser teilweise grossen Plastizität bestehen aber bei den kultivierten Pflanzen im Versuchsgarten immer noch Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen, was darauf schliessen lässt, dass ein Teil der Variabilität genetisch bedingt ist.

4. KARYOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

4.1 Einleitung

Die Gattung *Phyteuma* wurde bereits von verschiedenen Autoren cytologisch untersucht (ARMAND 1912, SUGIURA 1942, FAVARGER 1953, BAKSAY 1956, CONTANDRIOPOULOS 1962, OCHLEWSKA 1965, GADELLA 1966, POLATSCHEK 1966). Da aber sowohl für *P. spicatum* als auch für *P. ovatum* verschiedene Chromosomenzahlen angegeben wurden, untersuchte ich diese noch zusätzlich an Schmelzermaterial. Ich habe das Hauptgewicht in meiner Arbeit vor allem auf die Untersuchung von Meiosestadien gelegt, da sich diese zur Zählung der Chromosomen als besonders geeignet erwiesen. In Kap. 2.1 sind die Standorte aufgeführt, an denen Material für die Chromosomenuntersuchungen gesammelt wurde.

4.2 Untersuchung der Meiosen von *P. spicatum* und *P. ovatum*

Material und Methode

Für die Untersuchungen an Pollenmutterzellen sammelte ich junge Blütenstände von 1-2 cm Länge und fixierte sie am Standort. Als Fixiermittel verwendete ich ein Gemisch aus Alkohol (96%) - Eisessig (3:1). Tiefgekühlt kann das Material über längere Zeit (1-2 Jahre) aufbewahrt werden. Zur Untersuchung wurden Antheren verschiedener Reifestadien herauspräpariert und auf einem Objektträger in Karminessigsäure zerkleinert. Nach Auflegen des Deckglases wurde das Präparat zuerst kurz erhitzt und dann gequetscht. Zur Auszählung eignen sich Metaphase I, Anaphase und Telophase I + II (Abb. 5.1a-d). Von einigen untersuchten Platten machte ich Aufnahmen mit einem Zeiss-Photomikroskop.

Beobachtungen und Resultate

Nur in wenigen Blüten eines Blütenstandes konnten Meiosestadien festgestellt werden. Sich tellende Tapetumzellen beobachtete ich dagegen sehr häufig. Diese sind meist polyploid.

Die Chromosomen der Tapetumzellen sind wesentlich kleiner als jene der Pollenmutterzellen. Weder bei *P. spicatum* und *P. ovatum* noch bei den Hybriden waren Störungen in der Meiose festzustellen. In der Metaphase ordnen sich die Bivalente in der Äquatorialebene. Sie sind 2.8-4 μm lang. Die Kernspindel wird oft deutlich sichtbar. Im Verlauf der Anaphase trennen sich dann die Chromosomenpaare, allerdings meist nicht synchron, was eine genaue Bestimmung der Zahl oft erschwert. Frühe Telophasen eignen sich am besten dazu. Die Einzelchromosomen sind 1.5-2.5 μm lang und erscheinen rundlich bis oval. Die zweite Reifeteilung verläuft dann sehr schnell. Unmittelbar nach oder noch während der Telophase I beginnen sich die Chromosomen, ebenfalls nicht synchron, zu teilen. Diese zweite Teilung konnte aber nicht so oft beobachtet werden. Häufiger war dann wieder Telophase II zu sehen. Die Ergebnisse der Chromosomenzählungen sind in Tab. 4.1 dargestellt.

Am häufigsten fand ich die Zahl $n=11$, sowohl bei *P. spicatum* als auch bei *P. ovatum*. Bei einigen Pflanzen beobachtete ich aber noch 1-2 zusätzliche Chromosomen, die oft etwas kleiner erschienen und in seltenen Fällen unregelmässig auf die Tochterzellen verteilt waren. Vermutlich handelt es sich dabei um B-Chromosomen, wie sie auch von OCHLEWSKA (1965) beschrieben wurden. Wenn zwei B-Chromosomen vorhanden waren, verhielten sie sich in der Meiose wie Bivalente, sie verteilten sich regelmässig auf die Tochterzellen.

B-Chromosomen können innerhalb einer Art bei einigen Individuen vorhanden sein, bei andern aber nicht. Wenn sie vorhanden sind, variieren sie meist in der Zahl zwischen Individuen und zwischen Populationen (DARLINGTON 1956). Diese numerische Variation innerhalb einer Art kann darauf zurückgeführt werden, dass die Vererbung nicht nach dem Gesetz von Mendel verläuft.

Bei einer Pflanze mit einem B-Chromosom fand ich Pollenkörner mit 4 Keimporen, im Gegensatz zu normalen Pollenkörnern mit 3 Poren, bei einer Häufigkeit von ca. 25%, d.h. pro Tetrade ein tetraporates Pollenkorn. Aufgrund dieses Ergebnisses kann man vermuten, dass ein Zusammenhang besteht zwischen den B-Chromosomen und den tetraporaten Pollen. Da dieses Phänomen bei keiner andern Pflanze mit B-Chromosomen festgestellt wurde, kann angenommen werden, dass bei dieser Pflanze das B-Chromosom mutiert war, und dass es durch die Interaktion mit den übrigen Chromosomen die Veränderungen des Pollens bewirkt hatte. Ob die B-Chromosomen euchromatisch oder heterochromatisch sind, konnte bisher nicht mit Sicher-

heit nachgewiesen werden. Während BÖCHER (1960) die von ihm gefundenen B-Chromosomen als euchromatisch betrachtete, erwiesen sich die von PODLECH & DAMBOLDT (1963) beschriebenen eher als heterochromatisch.

Bei den übrigen Pflanzen mit B-Chromosomen verliefen die Meiosen normal, auch in der Pollenstruktur konnte ich keine Veränderungen beobachten. Bei der Untersuchung der Pollenfertilität (Kap. 5.4) stellte ich keine Störungen fest, die auf unregelmässig verteilte B-Chromosomen zurückgeführt werden könnten.

4.3 Untersuchung der Mitosen von *P. spicatum*

Material und Methode

Zur Untersuchung der Mitose-Chromosomen verwendete ich ausschliesslich Wurzelspitzenmeristeme. Dazu wurden Pflanzen vom natürlichen Standort in Töpfen im Kalthaus des Botanischen Gartens kultiviert. Die Verletzung der Rübenwurzeln beim Ausgraben stimulierte die Bildung eines feinen Wurzelgeflechtes, wie es in der Natur kaum zu finden ist. Um aktive Wurzelspitzen zu erhalten, wurden die Pflanzen ausgetopft und sogleich wieder in denselben Topf zurückgegeben und gut gewässert (RADFORD et al. 1974). Nach ein paar Tagen konnten die Wurzelspitzen dann gesammelt werden. Ein Teil davon wurde während 4 Std. in 0.05% Colchicin vorbehandelt und anschliessend in Äthylalkohol 100%-Eisessig (3:1) fixiert, die andern wurden direkt fixiert. Nach 24 Std. wurden sie 20 Min. in 45% Essigsäure bei 60°C hydrolysiert und anschliessend in destilliertem Wasser gewässert. Die Färbung der Wurzelspitzen erfolgte mit Pyronin (1% in H₂O) nach der Methode von JACOBSEN (1977).

Resultate

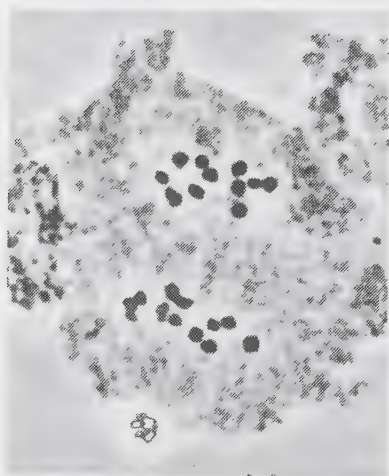
Durch die Behandlung mit Colchicin kontrahierten die Chromosomen stark. Ihre Struktur war deshalb sehr schwierig zu studieren (Abb. 4.2). Die Grösse der Metaphase-Chromosomen liegt im Bereich von 1.5 - 2 µm, sie sind also etwa gleich gross wie die Chromosomen der Pollenmutterzellen. Bei unbehandeltem Material konnte ich nur wenige gute Stadien für die Aus-

zählung finden. Eine Verdoppelung des Chromosomensatzes, wie sie von OCHLEWSKA (1965) gelegentlich festgestellt wurde, konnte ich nie beobachten. B-Chromosomen waren nicht mit Sicherheit zu erkennen, was aber auf Mangel an Untersuchungsmaterial zurückzuführen war.

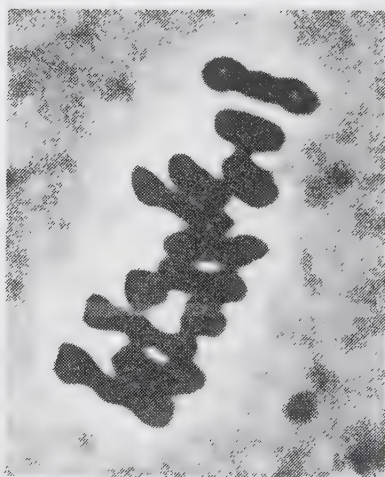
4.4 Zusammenfassung und Diskussion

Die in der Literatur aufgeführten Chromosomenzahlen (Tab. 4.1) weichen zum Teil stark voneinander ab. ARMAND (1912) gab für *P. spicatum* $2n = 36$ an, diese Zahl wurde aber von keinem andern Autor jemals bestätigt. SUGIURA (1942) zählte bei *P. ovatum* $2n = 26$. Seine Angaben müssten aber nochmals kritisch überprüft werden. CONTANDRIOPOULOS (1962) stellte bei *P. spicatum* die Zahl $2n = 24$ fest und bei *P. ovatum* $2n = 26$. Auch ihre Daten werden von verschiedenen Autoren angezweifelt (OCHLEWSKA 1965, POLATSCHEK 1966). In ihrer Arbeit findet man auf S. 267 in der Abbildung von *P. spicatum* nur 23 Chromosomen. Bei den andern Arten stimmt die Anzahl abgebildeter Chromosomen ebenfalls nicht mit den Angaben im Text überein. OCHLEWSKA (1965), die in Polen zahlreiche Pflanzen von verschiedenen Standorten untersucht hatte, fand für *P. spicatum* am häufigsten $2n = 22$. Ebenfalls öfters zählte sie $2n = 23$ und $2n = 24$, selten $2n = 25$ und $2n = 26$. Diese zusätzlichen Chromosomen waren aber meist kleiner als die übrigen. Sie nahm deshalb an, dass es sich bei diesen um B-Chromosomen handle. Es ist denkbar, dass CONTANDRIOPOULOS (1962) Pflanzen mit akzessorischen Chromosomen untersuchte.

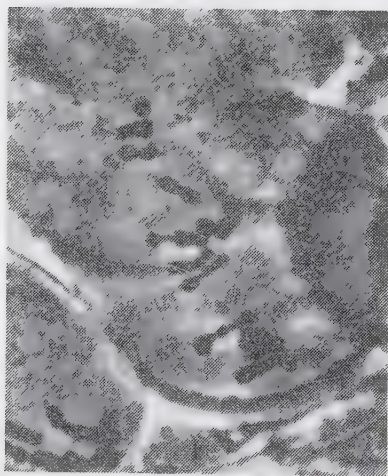
Die eigenen Untersuchungen ergaben für *P. spicatum* die Zahl $2n = 22 + 0-2 B$, bei *P. ovatum* $2n = 22$, d.h. die Zählungen von GADELLA (1966), OCHLEWSKA (1965) und POLATSCHEK (1966) (Tab. 5.1) konnten bestätigt werden. Ob bei *P. ovatum* tatsächlich keine B-Chromosomen auftreten, kann nicht mit Sicherheit beurteilt werden, da ich von dieser Art weniger Material zur Verfügung hatte als von *P. spicatum*. Das Vorhandensein und die Zahl von B-Chromosomen kann sowohl innerhalb als auch zwischen Populationen sehr verschieden sein (Kap. 4.2). Es ist deshalb nicht auszuschliessen, dass auch bei *P. ovatum* B-Chromosomen vorkommen.



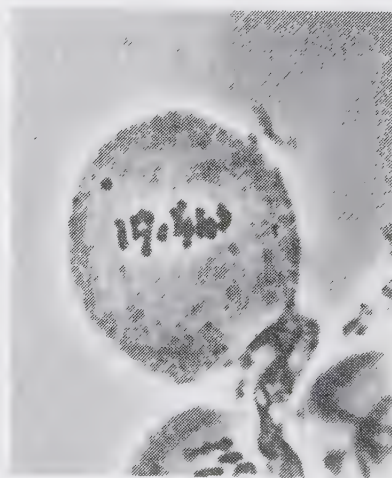
a) 10 μm



b) 5 μm



c) 10 μm



d) 10 μm

Abb. 4.1a-d:

Karyologische Präparate von *P. spicatum* und *P. ovatum*

Meiosen: a) Telophase I b) Metaphase I c)/d) Pflanzen mit 1 B-Chromosom

Tab. 4.1: Chromosomenzahlen

Art	Zahl	Fundort	Referenz
P. spicatum	n=18	?	ARMAND 1912
P. spicatum	2n=24	Frankreich: Haute-Savoie, Plateau d'Assy	CONTANDRIOPOULOS 1962
P. spicatum	n=12	Schweiz: Jura Suisse	CONTANDRIOPOULOS 1962
P. spicatum	2n=22	Polen: 19 Fundorte	OCHLEWSKA 1965
P. spicatum	2n=22+1B	Polen: 14 Fundorte	OCHLEWSKA 1965
P. spicatum	2n=22+2B	Polen: 20 Fundorte	OCHLEWSKA 1965
P. spicatum	2n=22+3B	Polen: 3 Fundorte	OCHLEWSKA 1965
P. spicatum	2n=22+4B	Polen: 1 Fundort	OCHLEWSKA 1965
P. spicatum	2n=22	Oberösterreich: Engelhartzell/Donau	POLATSCHKE 1966
P. spicatum	2n=22	Kultiviert: Material aus versch. Botan. Gärten	GADELLA 1966
P. spicatum	2n=22+2B	Holland: Ulvenhout, Breda (Prov. Nord-Brabant)	GADELLA und KLIPHUIS 1968
P. spicatum	2n=22	Schweiz: Rafz (2)	HUBER
P. spicatum	2n=22	Schweiz: Hörnli (5)	HUBER
P. spicatum	2n=22	Schweiz: Albis 2 (25)	HUBER
P. spicatum	2n=22	Schweiz: Tössegg (23)	HUBER
P. spicatum	2n=22	Schweiz: Buechberg, Obersee (24)	HUBER
P. spicatum	2n=22+1B	Schweiz: Rafz (2)	HUBER
P. spicatum	2n=22+1B	Schweiz: Hörnli (5)	HUBER
P. spicatum	2n=22+1B	Schweiz: Albis 2 (25)	HUBER
P. spicatum	2n=22+1B	Schweiz: Tössegg (23)	HUBER
P. spicatum	2n=22+2B	Schweiz: Tössegg (23)	HUBER
P. spicatum	2n=22+2B	Schweiz: Buechberg, Obersee (24)	HUBER
P. ovatum	n=13	Kultiviert: Aus versch. Botan. Gärten	SUGIURA 1942
P. ovatum	2n=26	Frankreich: Col du Lautaret, Plateau du Mont Genis, Lac de Tignes	CONTANDRIOPOULOS 1962
P. ovatum	2n=22	Österreich: Tirol, Kärnten	POLATSCHKE 1966
P. ovatum	n=11	Österreich: Osttirol, Kärnten	POLATSCHKE 1966
P. ovatum	2n=22	Schweiz: Elm (29)	HUBER
P. ovatum	2n=22	Schweiz: Splügen (22)	HUBER
P. spicatum subsp. coer. P.sp. x P.ov	2n=22	Niederösterreich: Schlosspark von Günd Schweiz: Walenstadterberg (12)	POLATSCHKE 1966 HUBER

5. GENETISCHE UNTERSUCHUNGEN

5.1 Einleitung

Verschiedene Autoren (SCHULZ 1904, BRENNER 1912) vermuteten, dass bei Ausbleiben von Fremdbestäubung die Narben sich langsam zurückrollen und mit der empfängnisfähigen Oberfläche den Pollen an der Griffelbürste berühren, wodurch es zu einer Selbstbestäubung kommen könnte. Mit Hilfe von Experimenten soll versucht werden, diese Hypothese zu prüfen.

Die in der Natur zahlreich auftretenden Zwischenformen zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* wurden, wie bereits erwähnt, von verschiedenen Autoren beschrieben. Experimentelle Kreuzungen sind bisher noch nicht durchgeführt worden. Ziel der folgenden Untersuchungen war es, einerseits die Fertilität der Hybriden zu prüfen, andererseits den Grad der Kompatibilität zwischen den Arten und zwischen verschiedenen Populationen einer Art festzustellen.

5.2 Spontane Autogamie

Methode

Alle folgenden Experimente nahm ich an Pflanzen vor, die von Wildstandorten in den Botanischen Garten verpflanzt wurden.

Blütenstände von *P. spicatum* und *P. ovatum* deckte ich vor dem Aufblühen mit Nybolt-Gaze ab, damit sie vor Fremdbestäubung geschützt und sich selbst überlassen waren. Um zu verhindern, dass die Gaze mit den stark exponierten Narben in Berührung komme, wurde sie um einen Zylinder aus Drahtgitter gespannt. Unten wurde dieser mit Kunstfaserwatte abgedichtet und mit elastischen Gummibändern an Bambusstäben befestigt, sodass er mit dem wachsenden Blütenstand nach oben geschoben werden konnte (Abb. 5.1). Nach der Reife bestimmte ich den Samenansatz.

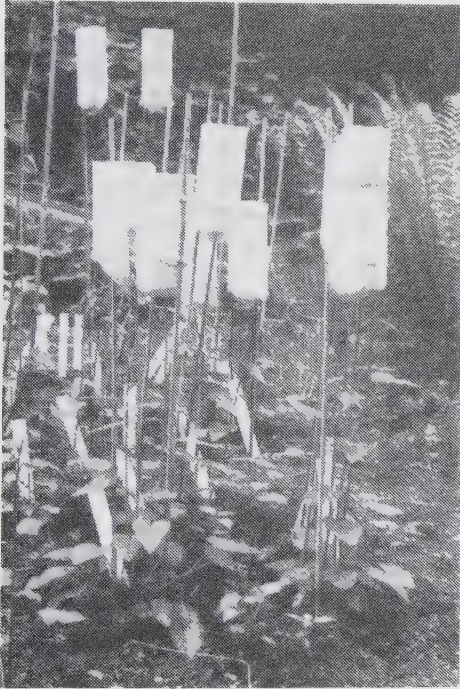


Abb. 5.1: Abgedeckte Blütenstände

Resultate

Insgesamt untersuchte ich 20 Pflanzen mit je ca. 100 Blüten. Die durchschnittliche Anzahl Samenanlagen dieser Pflanzen betrug pro Blüte 35.5. Bei den meisten Pflanzen entwickelten sich nach Selbstbestäubung keine Samen. Nur in wenigen Blüten (durchschnittlich 1-2 pro Pflanze) zählte ich 1-2 Samen. Spontane Selbstbestäubung kann also somit ausgeschlossen werden.

5.3 Geitonogamie

Methode

Bei 10 Pflanzen von *P. spicatum* nahm ich zahlreiche Nachbarbestäubungen innerhalb derselben Blütenstände vor und deckte sie bis zur Fruchtreife mit Gaze ab (siehe Autogamie). Pro Pflanze wurden 30-100 Blüten bestäubt. Danach wurde der Samenansatz ermittelt.

Die durchschnittliche Anzahl Samenanlagen pro Blüte beträgt 35.5.

Resultate

Die Ergebnisse sind in Tab. 5.1 aufgeführt.

Tab. 5.1: Samenansätze bei experimenteller Geitonogamie von *P. spicatum*

Pflanze No.	Anzahl Blüten	Anzahl reifer Samen pro Pfl.	Prozentsatz entwickelter Samenanlagen/Blüte
1	77	13	0.48 %
2	66	8	0.35 %
3	43	3	0.20 %
4	65	11	0.48 %
5	34	2	0.17 %
6	98	35	1.02 %
7	63	26	1.18 %
8	86	16	0.53 %
9	78	25	0.92 %
10	69	9	0.37 %

Die Zahl der entwickelten Samenanlagen ist auch bei experimenteller Geitonogamie sehr gering. Die Pflanzen sind also mehr oder weniger selbstinkompatibel. Entweder ist durch Unachtsamkeit etwas Fremdpollen auf die Narben gelangt oder das Immunsystem hat bei diesem Überangebot von eigenem Pollen versagt. LINSKENS (1955) betrachtet die Pollenschlauchhemmung nach Selbstbestäubung als eine Immunitätsreaktion.

5.4 Untersuchung des Pollenschlauchwachstums nach Fremd- und Selbstbestäubung

Sowohl Pollenkörner wie auch Pollenschläuche enthalten Kallose, die, nach Vorbehandlung mit Anilinblau, unter Einwirkung von UV-Strahlen oder blauem Licht, leuchtend gelb fluoresziert. Mit Hilfe dieser Färbemethode kann das Pollenschlauchwachstum im Griffel einfach verfolgt werden. Die Anwendung der Fluoreszenz-Mikroskopie zur Untersuchung der Kallose wurde von ARENS (1949) eingeführt. Sie wurde danach, etwas erweitert, verschiedentlich zur Untersuchung des Pollenschlauchwachstums angewendet (CURRIER 1957, KHO & BAER 1968, MARTIN 1958, RAMMING et al. 1973)

LINSKENS & ESSER (1957) betonten die Beziehung zwischen Kallosebildung in Pollenschläuchen und Inkompatibilität. Nach der Färbung mit Fluorochromen beobachteten sie die Zahl und Grösse der Kallosepfropfen in den Griffeln von Petunien. Sie stellten fest, dass in inkompatiblen Pollenschläuchen die Zahl der Kallosepfropfen beinahe doppelt so gross war wie die in kompatiblen. Die Grösse war in beiden Fällen gleich.

TUPY (1959) machte ähnliche Untersuchungen bei *Pirus malus* [sic] und bei *Nicotiana alata*. Er beobachtete, dass bei *P. malus* die Kallosepfropfen von inkompatiblen Pollenschläuchen beinahe doppelt so lang sind wie die von kompatiblen. Ähnliche Resultate erhielt er bei *N. alata*, bei welcher er zusätzlich noch eine grössere Dichte der Kallosepfropfen feststellte.

In der vorliegenden Arbeit wurde das Wachstum der Pollenschläuche nach Fremd- und Selbstbestäubung verfolgt. Mich interessierte vor allem, ob die Pollenkörner nach Selbstbestäubung auskeimen und wenn ja, wo die Pollenschläuche in ihrem Wachstum gehemmt werden. Ferner wurde die Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums nach Fremd- und Selbstbestäubung beobachtet.

Methode

In verschiedenen Zeitabschnitten, nach erfolgter Bestäubung, sammelte ich selbst- und fremdbestäubte Blüten. Die Griffel wurden mit der Placenta herauspräpariert und mit einer

Rasierklinge der Länge nach halbiert. Dann wurden sie in einer wässrigen Lösung aus 0.05% Anilinblau, gelöst in 0.1 M K_2HPO_4 , auf einem Objektträger mit dem Deckglas leicht gequetscht und danach in einem Fluoreszenz-Mikroskop betrachtet. Bei allen Präparaten wurde die Länge der Pollenschläuche und die durchschnittliche Länge der Kallosepfropfen gemessen.

Resultate

Die Ergebnisse sind in Tab. 5.2 dargestellt.

Es gibt kaum Unterschiede in der Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums nach Fremd- und Selbstbestäubung. Bei meinen Untersuchungen waren nach 1/2 Std. in beiden Fällen die längsten Pollenschläuche ca. 10 mm lang, die meisten Pollenkörner aber noch im "Keimlings"-Stadium und erst kleine Spitzen der Pollenschläuche sichtbar. Während bei Fremdbestäubung die Pollenschläuche nach 2 Tagen bereits bis zu den Samenanlagen gelangt waren, wuchsen diese bei Selbstbestäubung nicht mehr viel weiter. Die längsten erreichten hier im Griffel eine Länge von ca. 8-10 mm, viele aber wurden bereits früher in ihrem Wachstum gehemmt. Nach ca. 3 Tagen starben die Griffel ab.

Aufgrund der gemachten Beobachtungen lässt sich vermuten, dass *P. spicatum* und *P. ovatum* ein gametophytisches Inkompatibilitätssystem besitzen. Pflanzen mit gametophytischer Determination weisen eine Hemmung des Pollenschlauchwachstums im Griffel auf und haben vorwiegend binucleaten Pollen (BREWBAKER 1957). Sporophytisch determinierte Arten besitzen dagegen trinucleaten Pollen und ihre Inkompatibilitätsreaktion ist auf der Narbenoberfläche lokalisiert.

Die durchschnittliche Länge der Kallosepfropfen ist in beiden Fällen, d.h. nach Fremd- und Selbstbestäubung, mehr oder weniger gleich. Nur in einem Beispiel von Selbstbestäubung waren die Kallosepfropfen deutlich länger. Es gibt auch kaum Unterschiede zwischen kompatiblen und inkompatiblen Pollenschläuchen in bezug auf die Zahl der Kallosepfropfen. Die Ergebnisse von LINSKENS & ESSER (1957) und TUPY (1959) konnten hiermit nicht bestätigt werden.

Ähnliche Beobachtungen machten HERRERO & DICKINSON (1980) bei *Petunia*. Sie fanden keine Unterschiede in bezug auf die Keimungsrate und die anfängliche Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums zwischen kompatiblen und inkompatiblen Pollenschläuchen.

Tab. 5.2: Pollenschlauchwachstum nach Selbst- und Frembestäubung

Bestäu- bung	Zeit nach Bestäubung	Länge der Pol- len schläuche	Länge der Kallosepfr. µm	Anzahl Kallo- sepfr.
1 fremd	1/2 Std.	viele "Keimlinge"		
	2 Tage	wenige 4-10 mm bis zu Samen- anlagen gewachsen	8.0-36.8	+++/ ++
2 fremd	1/2 Std.	viele "Keimlinge"		
	2 Tage	wenige 3-10 mm bis zu SA	11.6-28.4	++
3 fremd	1/2 Std.	viele "Keimlinge"		
	2 Tage	wenige 6-12 mm 3 bis zu SA bis zu SA	7.2-16.0	+
4 fremd	1/2 Std.	nur "Keimlinge"		
	2 Tage	bis zu SA	13.2-32.5	++
5 selbst	1/2 Std.	viele "Keimlinge"		
	3 Tage	wenige 5-10 mm 8-10 mm	8.4-26.0	++
6 selbst	1/2 Std.	viele "Keimlinge"		
	3 Tage	wenige 4-8 mm ca. 10 mm	21.2-78.8	++
7 selbst	1/2 Std.	viele "Keimlinge"		
	3 Tage	wenige 3-5 mm 7-10 mm	8.4-33.2	+
8 selbst	1/2 Std.	viele "Keimlinge"		
	3 Tage	4-8 mm	10.0-33.2	+
9 selbst	1/2 Std.	viele "Keimlinge"		
	3 Tage	wenige 2-6 mm ca. 10 mm 1 Pollenschlauch bis zur SA	10.4-26.4	+

+++ viele ++ mittel + wenige

5.5 Pollenfertilität

Methode

Bei einigen Populationen von *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden untersuchte ich die Pollenfertilität, teilweise unter Einbezug von Pflanzen, die ich für Kreuzungsversuche verwendete, um abzuklären, ob tiefere Samenansätze mit niedriger Pollenfertilität in Verbindung gebracht werden könnten. Von jeder Population wurden 5 Pflanzen untersucht und pro Pflanze Pollen von je 5 Blüten. Reife Antheren wurden auf einem Objektträger in einem Tropfen Karminessigsäure leicht gequetscht und unter dem Mikroskop untersucht (Methode nach GERLACH 1969). Fertile Pollen färbten sich rot, während tote farblos und mehr oder weniger stark kollabiert erschienen. Pro Blüte wurden insgesamt 400-600 Pollenkörner ausgezählt. In Abb. 5.3 sind die Ergebnisse dargestellt.

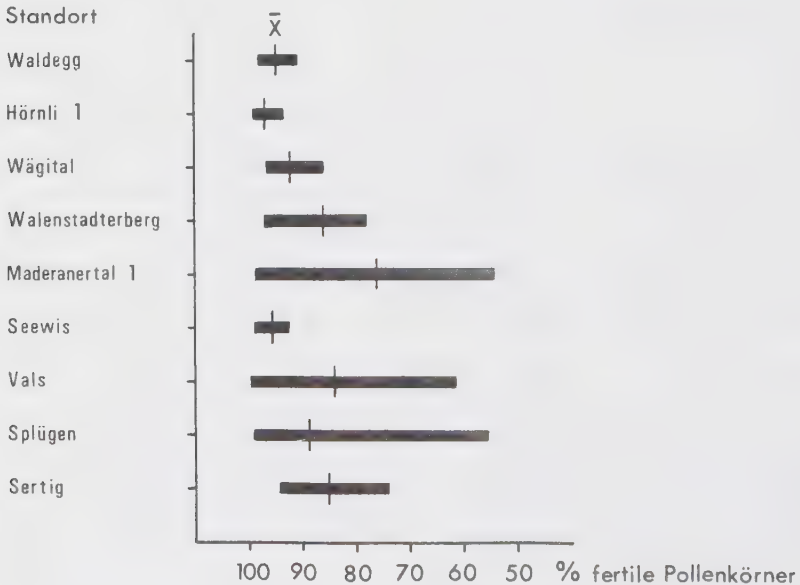


Abb. 5.3: Pollenfertilität an verschiedenen Standorten

Resultate

Die durchschnittliche Pollenfertilität ist an allen Standorten hoch bis sehr hoch (75-95%). Die Populationen Waldegg, Hörnli, Wägital und Seewls wiesen eine sehr geringe Streuung auf (höchstens 10%), jene der Populationen Splügen und Maderanertal dagegen eine solche von 55-98%.

Stichproben aus tieferen Lagen (Waldegg, Hörnli, Wägital) haben durchschnittlich eine höhere Pollenfertilität bei geringer Streuung, als solche aus höheren Lagen (Splügen, Sertig, Vals). Diese Befunde lassen vermuten, dass die unterschiedliche Pollenfertilität auf umweltbedingte Unterschiede zurückzuführen ist. In höheren Lagen sind die Pflanzen vermehrt grossen Temperaturschwankungen ausgesetzt. Vom Frühling bis Frühsommer, während der Meiose, könnten sich Kälteeinbrüche mit Schneefällen eher negativ auswirken auf die Pollenentwicklung.

Die Ergebnisse geben keinen Hinweis dafür, dass Hybridisierung die Fertilität der Pflanzen verringert. Die Hybridpopulation Maderanertal weist mit 75% eine relativ tiefe durchschnittliche Pollenfertilität auf bei einer Streuung von 55-98%, im Gegensatz dazu die Hybridpopulation Walenstadterberg, wo ich eine höhere durchschnittliche Pollenfertilität feststellte als im Vals und im Sertig, die beide reine *P. ovatum* - Populationen aufweisen.

5.6 Narbenempfänglichkeit

Um die Empfänglichkeit der Narbe inbezug auf ihr Alter zu prüfen, wurden bei verschiedenen Pflanzen von *P. spicatum* Blüten verschiedenen Reifezustandes bestäubt. Die Bestäubung erfolgte bei Blüten, bei denen sich die Narben erst zu spreizen begonnen hatten, bis zu solchen mit bereits eingerollten aber noch intakten Narben. Es ist nicht sinnvoll, die Altersabhängigkeit der Empfänglichkeit in Tagen zu bestimmen, da der Reifeprozess der Narben stark wetter- resp. temperaturabhängig ist. Um die Empfänglichkeit zu messen, wurde der Samenanansatz bestimmt.

Fast in allen Stadlen wurden gute Samenansätze erreicht, d.h. die Narbenempfindlichkeit änderte sich in dieser Zeit kaum. Eine Bestäubung kann also bereits vor dem Auseinanderstreizen der Narbenlappen erfolgreich sein. Die Narben blieben dann solange empfänglich, bis sie eingerollt und langsam erschlaft waren. In diesem letzten Stadium, nach Erschlaffen der Narbenlappen, entwickelten sich keine Samen mehr.

Die grosse Streuung im Samenansatz bei den Kreuzungsversuchen (Kap. 5.6), bei welchen die Narben mehrmals bestäubt wurden, ist also nicht auf Unterschiede in der Narbenempfindlichkeit zurückzuführen.

5.7 Kreuzungen zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum*

Material und Methode

Die für die Kreuzungsexperimente verwendeten Pflanzen wurden im Botanischen Garten Zürich kultiviert. Da die Pflanzen selbstinkompatibel sind (Kap. 5.2), entfernte ich die Staubbeutel nicht. Zudem müsste man sie, um eine Verletzung zu vermeiden und weil die Blüten proterandrisch sind, bereits im Knospenstadium herauspräparieren. Zur Bestäubung streifte ich die Griffelbürste mit Pollen mit einer Pinzette über die Narben, bis genügend Pollen an ihnen haften blieb. Dieser Vorgang wurde an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen wiederholt, bis fast alle Blüten einer Pflanze mindestens zweimal bestäubt waren. Nicht bestäubte Blüten wurden entfernt. Bis zur Fruchtreife wurden sie mit Nybolt-Gaze gegen Insekten abgeschirmt (Kap. 5.2). Um die prozentualen Samenansätze berechnen zu können, bestimmte ich bei allen zu kreuzenden Pflanzen die durchschnittliche Anzahl Samenanlagen, da diese von Pflanze zu Pflanze verschieden sind. Die Streuung innerhalb der Pflanze ist aber relativ klein.

Resultate

Tab. 5.3 zeigt, dass zum Teil recht grosse Unterschiede im Samenansatz bestehen.

Tab. 5.3: Prozentuale Samenansätze bei Kreuzungen verschiedener Populationen von *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden

Art	Population	n	% Samenansatz x Min./Max.	Dis- tanz	Kreu- zung
spxsp	Waldegg x Wettswil	10	73.1 37.1-98.7	D 2	K 1
spxsp	Wettswil x Waldegg	9	59.5 42.5-74.5	D 2	K 1
spxsp	Euthal x Walchwil	4	60.8 42.3-93.8	D 3	K 1
spxsp	Walchwil x Euthal	4	70.2 60.4-90.8	D 3	K 1
spxsp	Obersee x Bachtel	7	61.5 27.3-96.6	D 2	K 1
spxsp	Bachtel x Obersee	7	63.7 44.4-93.5	D 2	k 1
spxsp	Wehrenb. x Wehrenb.	4	54.4 42.4-70.2	D 1	K 1
spxsp	Wehrenb. x Wehrenb.	3	72.5 63.3-94.0	D 1	K 1
ovxsp	Seewis x Waldegg	7	40.6 31.4-65.5	D 4	K 4
spxov	Waldegg x Seewis	7	64.0 46.2-76.1	D 4	K 4
HyxHy	Walenst. x Walenst.	3	68.3 36.7-98.5	D 1	K 2
HyxHy	Walenst. x Walenst.	3	61.6 44.2-75.1	D 1	K 2
Hyxsp	Walenst. x Wettswil	5	57.5 26.6-73.5	D 4	K 3
spxHy	Wettswil x Walenst.	3	59.8 41.8-75.0	D 4	K 3

Es soll nun geprüft werden, welchen Einfluss die Distanz zwischen den Populationen und die Art der Kreuzung (intraspezifisch/Interspezifisch) auf den Samenansatz ausüben.

Die Distanzen wurden in 4 Klassen aufgeteilt: 1 = 0 km, 2 = 1-20 km, 3 = 21-50 km, 4 = 51- 100 km. 4 Arten von Kreuzungen wurden durchgeführt : 1 = intraspezifisch, 2 = zwischen Hybriden, 3 = Rückkreuzung, 4 = interspezifisch. In Tab. 5.4 sind die mittleren Samenansätze für die beiden berücksichtigten Faktoren aufgeführt.

Tab. 5.4: Mittlere Samenansätze der Faktoren "Distanz" und "Kreuzungsart"

Faktor	n	x
Distanz 1	13	63.43
2	33	64.93
3	8	65.49
4	22	54.60
Kreuzung 1	48	64.62
2/3/4	28	56.82

Die Unterschiede zwischen diesen Mittelwerten wurden mit einer Varianzanalyse auf Signifikanz getestet. Da der Versuchsplan nicht balanciert war (Mangel an Untersuchungsmaterial), mussten die Berechnungen nach der Regressionsmethode durchgeführt werden (PROC GLM, SAS INSTITUTE INC. 1982b). Getestet wurden die beiden festen Effekte "Distanz" (4 Klassen) und "Art der Kreuzung" (intraspez./nicht intraspez.), sowie zusätzlich der zufällige Effekt "Elternkombination" (die 76 Kreuzungen ließen sich auf 36 Elternkombinationen aufteilen). Die Prozentwerte für die Samenansätze wurden transformiert ($\arcsin$), dadurch konnte erreicht werden, dass die Residuen nicht mehr signifikant ($P > 0.15$) von der Normalverteilung abweichen. Die Ergebnisse der Varianzanalyse sind in Tab. 5.5 zusammengefasst.

Tab.5.5: Varianzanalyse

Effekt	Freiheitsgrad	F-Wert	P
Distanz	3	0.92	0.44
Art d. Kreuzung	1	0.27	0.60
Elternkombination	35	0.69	0.86

Wie aus Tab. 5.5 ersichtlich ist, gibt es keine signifikanten Unterschiede zwischen den getesteten Effekten. Die Samenansätze sind also nicht abhängig von der Distanz der Kreuzungspartner, der Art der Kreuzung (intraspezifisch/nicht intraspezifisch) oder bestimmter Elternkombinationen.

Differenzen zwischen reziproken Kreuzungen

Reziproke Kreuzungen ergaben oft sehr unterschiedliche Samenansätze. Die mittlere Differenz betrug 0.275 ± 0.035 für arc sin-transformierte Werte. Vergleicht man diesen Unterschied jedoch mit demjenigen, welcher zwischen einem beliebig herausgegriffenen, nicht reziproken Paar von Kreuzungen besteht (mittlere Differenz: 0.257 für arcsin-transformierte Werte), so liegt er durchaus im Rahmen der grossen "zufälligen" Varianz, die für diesen Versuch kennzeichnend war ($P > 0.05$).

Diskussion

Die Varianzanalyse hat gezeigt, dass die Distanz, die Art der Kreuzung sowie bestimmte Elternkombinationen keinen Einfluss auf den Samenansatz ausüben. Auch die Differenzen der reziproken Kreuzungen sind nicht signifikant verschieden von den mittleren Differenzen beliebiger Paare.

Kreuzungen zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* führen zu ähnlichen Resultaten wie bei intraspezifischen Kreuzungen. Ebenso erfolgreich sind Kreuzungen innerhalb Hybridpopulationen und Rückkreuzungen (Hybrid $\times$ *P. spicatum*). Es ist daher anzunehmen, dass zwischen den beiden *Phyteuma*-Arten keine Inkompatibilität auftritt. Trotzdem bleibt die Frage, ob die grossen Unterschiede im Samenansatz rein zufällig oder ob sie auf andere Einflüsse zurückzuführen sind. Mangelhafte Bestäubung kann keine Erklärung dafür sein, da die Blüten mehrmals bestäubt wurden. Unterschiede der Narbenempfänglichkeit können für die starken Streuungen ebenfalls nicht verantwortlich gemacht werden (vgl. Kap. 5.5).

Bei 10 Pflanzen wurde jeweils die untere und die obere Hälfte des Blütenstandes mit verschiedenem Pollen bestäubt. Bei allen Proben ergaben sich keine Unterschiede im Samenansatz. Die Resultate dieses Experimentes könnten ein Hinweis dafür sein, dass die unterschiedlichen Samenansätze eher vom physiologischen Zustand der Pflanze abhängen, als

von genetisch bedingten Unterschieden. Ob dabei die bei *Phyteuma* beobachteten B-Chromosomen (Kap. 5) eine Rolle spielen, kann höchstens vermutet werden. Bei vielen Pflanzen mit B-Chromosomen konnte ein negativer Effekt auf die Fertilität nachgewiesen werden (JONES 1975).

5.8 Zusammenfassung

Die Experimente haben gezeigt, dass, im Gegensatz zu verschiedenen Vermutungen, sowohl bei *P. spicatum* als auch bei *P. ovatum* Selbstbestäubung ausgeschlossen werden kann. Diese Selbstinkompatibilität konnte auch anhand von Untersuchungen des Pollenschlauchwachstums mit Hilfe der Fluoreszenz-Mikroskopie nachgewiesen werden. Da das Wachstum der Pollenschläuche im Griffel gehemmt wird, gehe ich davon aus, dass die Pflanzen ein gametophytisches Inkompatibilitätssystem besitzen. Inbezug auf die Zahl der Kallosepfropfen ergaben sich kaum Unterschiede zwischen kompatiblen und inkompatiblen Pollenschläuchen.

Kreuzungsexperimente mit den beiden *Phyteuma*-Arten und deren Hybriden ergaben keine Unterschiede zwischen intra- und interspezifischen Kreuzungen, die beiden Arten sind gut miteinander kreuzbar. Im weiteren konnte gezeigt werden, dass die Distanz zwischen den einzelnen Populationen keinen Einfluss auf die Kreuzbarkeit ausübt. Die guten Samenansätze bei Kreuzungen zwischen den Hybriden lassen auf deren Fertilität schließen.

Untersuchungen der Pollenfertilität bei Populationen an natürlichen Standorten ergaben, dass Hybridisierung die Fertilität der Pflanzen nicht verringert.

6. BLÜTENBIOLOGIE

6.1 Morphologie und Phänologie

Die Blütezeit von *P. spicatum* beginnt im späten Frühling, je nach Witterungsverhältnissen und Höhenlage, zwischen Anfang Mai und Mitte Juni. Die Anthese dauert meist 3 - 4 Wochen. *Phyteuma ovatum* blüht, entsprechend der höheren Lage der Standorte, später, etwa von Mitte Juni bis Mitte August, in seltenen Fällen sogar bis Anfang September. Dort, wo die beiden Arten zusammen vorkommen, blühen sie gleichzeitig. Die Samen reifen 3-5 Wochen nach der Bestäubung.

Die zahlreichen Blüten sitzen einzeln in der Achsel stark gedrängter Hochblätter und bilden eine dichte, zylindrische Ähre. Oft findet man noch einzelne Blüten einige Zentimeter unterhalb des Blütenstandes oder kleinere Blütenstände mit 5-10 Blüten in der Achsel von Laubblättern. Die Grösse der Blütenstände variiert sehr (Kap. 3.2). Der Durchschnitt liegt bei beiden Arten etwa zwischen 2.5 und 7.5 cm. Am Grunde ist die Ähre von zahlreichen, lineal lanzettlichen oder linealen, 1.3-3.8 cm langen Hüll- oder Hochblättern umgeben.

Blütenbau

Der Blütenbau stimmt bei beiden Arten, abgesehen von der Länge des Griffels und der Krone, grundsätzlich überein. Wenn nichts anderes vermerkt ist, gilt die nachfolgende Beschreibung für beide Arten.

Wie bereits erwähnt, besteht der Kelch aus fünf ungleich langen, nicht regelmässig angeordneten Sepalen, die nicht miteinander verwachsen sind (Abb.6.1). Die fünf Kronblätter sind im Knospenstadium zu einer langen, nach oben gekrümmten Röhre verwachsen. Sie trennen sich während des Aufblühvorganges zuerst etwas unterhalb der Mitte und lösen sich langsam in akropetaler Richtung. Zuletzt bleiben die fünf schmalen Kronblätter noch am Grunde, wo sie deutlich verbreitert und auf der Innenseite behaart sind, miteinander verwachsen.

Der auffallendste Unterschied zwischen den beiden Arten liegt in der Farbe der

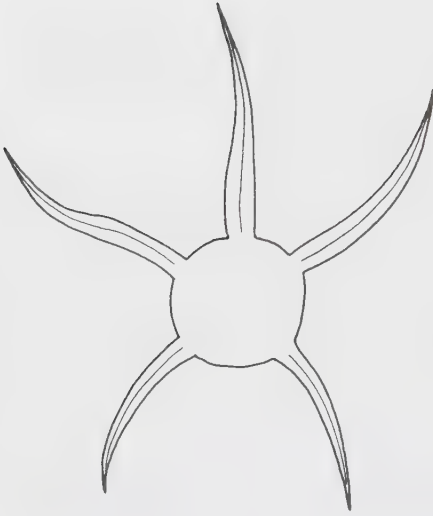


Abb. 6.1: Symmetrie des Kelches

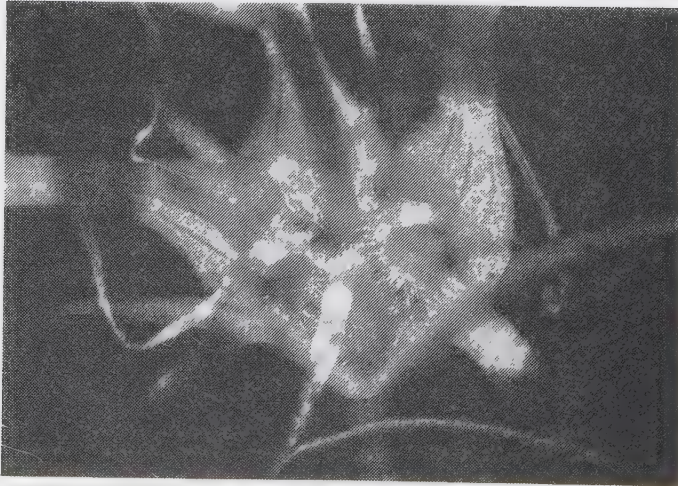


Abb. 6.2: Blütengrund

Kronblätter. Bei *P. spicatum* sind sie weiss mit grünlicher Spitze, während sie bei *P. ovatum* schwarzviolett und stark glänzend sind.

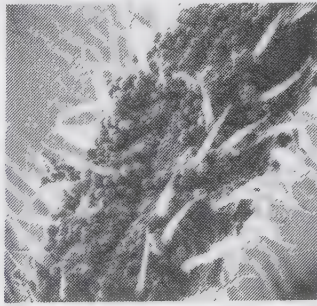
Die Filamente sind an der Basis stark verbreitert und berühren sich, ohne miteinander zu verwachsen. Das untere Drittel der Filamente ist auf der Innenseite mit zahlreichen, einzelligen, dicht stehenden und etwas kleiner als 0.5 mm langen Haaren versehen. Die Basalteile verdecken den schelbenförmigen, epigynen Diskusring und erschweren durch die ineinandergreifende Behaarung den Zugang zum Nektar (Abb.6.2). Die Nektardrüse ist durch diese Bedeckung gegen den Regen geschützt. Nur Insekten mit langen Rüsseln, wie z.B. Hummeln, Bienen und einige Fliegen können den Nektar ausbeuten. Die schmalen, introrsen Antheren sind fast so lang wie die Filamente, etwa 3.5-4.5 mm. Sie öffnen sich in Längsspalten.

Der Fruchtknoten ist unterständig, zweifächerig, mit zentralwinkelständiger Placenta und zahlreichen anatropen Samenanlagen.

Der Griffel überragt die Krone um einige Millimeter. In der oberen Hälfte ist er mit einzelligen, 160-200 μm langen Haaren besetzt (Abb. 6.3) Er endet in einer zweilappigen, papillösen Narbe (Abb. 6.4). Nach SCHULZ (1904) stellt die Frucht eine fast kugelige oder verkehrt kegelförmige, zweifächerige Porenkapsel dar, deren Fächer sich mit je einem Loch öffnen. Die Samen sind klein, 1-1.4 mm lang und 0.5-0.7 mm breit. Die Oberfläche ist glatt und glänzend, hell- bis mittelbraun (Abb. 6.5).



a) 50 μm



b) 100 μm

Abb. 6.3 / 6.4: Narbe (a) und Griffel (b) von *P. spicatum* (REM-Aufnahmen)

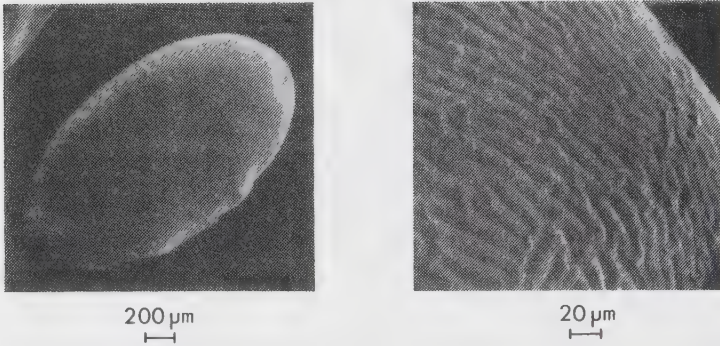


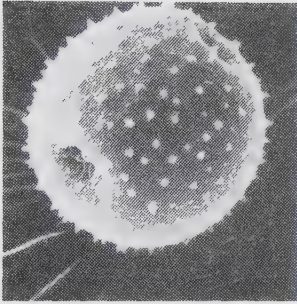
Abb. 6.5: Samen und Samenoberfläche von *P. spicatum* (REM-Aufnahmen)

Pollen

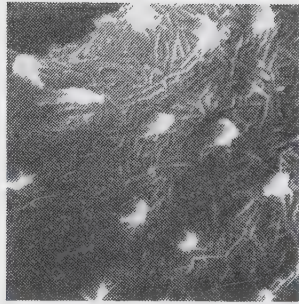
Die Pollenkörner sind Monaden, isopolar, mit einer Symmetrieebene und einer Symmetrieachse. Sie sind mittelgross, 35- 40 μm , sphäroid. Ihr Umriss ist sowohl in Äquatorial- als auch in Polaransicht mehr oder weniger kreisförmig. Sie sind triporat, äquatorial und haben kreisförmige Poren.

Die Pollenoberfläche ist vermiculat und mit zahlreichen Spinulae besetzt. Die Spinulae sind regelmässig verteilt und variieren leicht in der Grösse, durchschnittlich sind sie 1 μm lang. Sie werden am Grunde in "Wurzeln" aufgeteilt. DUNBAR (1975) stellte eine ähnliche Struktur bei verschiedenen *Campanula*-Arten fest.

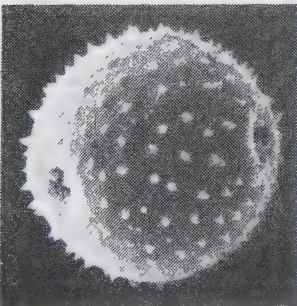
Auf REM-Aufnahmen (Abb. 6.6) sind keine Unterschiede im Pollen zwischen den beiden Arten zu erkennen. Der einzige Unterschied besteht in der Farbe: bei *P. spicatum* ist er gelb, bei *P. ovatum* purpurn.



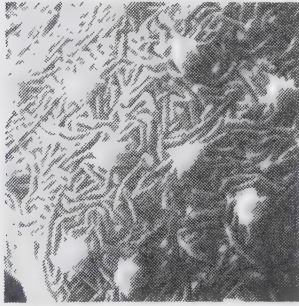
a) 5 μm



b) 1 μm



c) 5 μm



d) 1 μm

Abb. 6.6: REM-Aufnahmen von Pollen: *P. spicatum* (a,b), *P. ovatum* (c,d)

Aufblühvorgang

Im ersten Stadium, im Knospenzustand, umschliessen die Antheren als Hohlzylinder den Griffel und liegen ihm dicht an. Dieser Hohlzylinder entsteht als Folge der postgenital verwachsenen Petalen-Enden. Die Antheren selbst sind nicht miteinander verwachsen. Sie entleeren den Pollen auf die Griffelbürste, während die Kronröhre stärker gekrümmt wird, bis sie sich schliesslich von unten her in akropetaler Richtung zu öffnen beginnt. Der Griffel presst sich durch die zuoberst noch verwachsenen Kronblätter und fegt so den an den Griffelhaaren haftenden Pollen aus der Kronröhre hinaus. Da die empfängnisbereiten, papillösen Narbenflächen auf der Innenseite liegen, kommen sie nicht mit dem eigenen Pollen in Berührung. Die Antheren erschlaffen und die Staubbeutel fallen mit Ausnahme der Basalteile durch die immer breiter werdenden Spalten zwischen den Kronblättern heraus. Erst nach dem Auseinanderspreizen der Narben trennen sich die Kronzipfel endgültig. Die Narben rollen sich allmählich ein und berühren dabei oft mit ihren Oberflächen den an der Griffelbürste noch haftenden Pollen (Abb. 6.7). Zur Selbstbestäubung, wie von verschiedenen Autoren vermutet wurde (SCHULZ 1904, BRENNER 1912), kommt es aber nicht (Kap. 5.2).

Im Gegensatz zu *Campanula* verschwinden die Haare der Griffelbürste nicht. Bei dieser spreizen sich die Narben meist erst dann, wenn Haare und Pollen verschwunden sind (SHETLER 1982). Das weibliche und das männliche Stadium überlappen sich nicht. Bei *Phyteuma* konnte ich beobachten, dass sich Narben der mit Gaze abgedeckten Blütenstände oft nicht ganz öffnen. Der Pollen blieb noch an der Griffelbürste haften. An natürlichen Standorten werden die Blüten sehr häufig von Insekten besucht, die vorwiegend Pollen fressen, vor allem von Schwebefliegen und oft auch von Hummeln und Honigbienen, so ist dann beim Auseinanderspreizen der Narben meist kein Pollen mehr auf der Griffelbürste vorhanden, ähnlich wie bei *Campanula*. Bei beiden Gattungen kommt es auf eine ähnliche Art zu einer Trennung zwischen dem männlichen und dem weiblichen Stadium. Der Unterschied liegt darin, dass dies bei *Campanula* aktiv geschieht, d.h. die Griffelhaare verschwinden und der Pollen fällt ab, während dies bei *Phyteuma* eher passiv abläuft. Da der Pollen präsentiert, resp. exponiert wird, wird er von Insekten gefressen und fehlt somit ebenfalls im weiblichen Stadium.

Die Nektardrüse beginnt bereits kurz vor dem Aufreissen der Kronblätter, Nektar zu produzieren. Dieser wurde mit "Tes-Tape" (Indikatorpapier für Zuckernachweis im Urin) nachge-

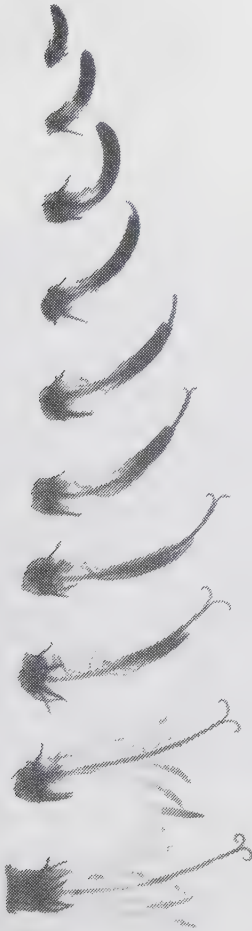


Abb. 6.7: Aufblühvorgang bei *Phyteuma*

wiesen. In der Regel ist der Diskusring bedeckt mit Nektar. Wenn in Regenperioden die Blüten von wenig Insekten besucht werden, ist der Blütengrund bis zu den Basaltellen der Staubfäden mit Nektar gefüllt. Auch nach erfolgter Bestäubung und nachdem Griffel und Kronblätter bereits verwelkt sind, ist die Nektardrüse noch weiterhin tätig. Dies hat zur Folge, dass auch verwelkte Blüten noch häufig von Insekten besucht werden. Dieses Phänomen wurde u.a. auch bei *Ajuga* beobachtet (LÜÖND & LÜÖND 1979).

6.2 Blütenbesucher und Bestäuber von *P. spicatum* und *P. ovatum* und ihr Verhalten

Bereits MÜLLER (1881) und SCHULZ (1904) beobachteten, dass die Blüten nicht einer Bestäubung durch bestimmte Insekten angepasst sind. Der Pollen ist durch seine exponierte Lage fast allen Insekten zugänglich, während den Nektar aber, wie bereits erwähnt, nur langrüsselige Insekten ausbeuten können, da er durch die verbreiterten Basalteile der Filamente verdeckt ist, d.h. der Rüssel muss länger sein als 1mm. Durch die Vereinigung der kleinen Blüten zu auffälligen, dichten Ähren und durch ihre Pollenpräsentation ziehen *P. spicatum* und *P. ovatum* Blütenbesucher an. Zudem duften die Blüten angenehm.

In den Arbeiten von MÜLLER (1881) und KNUTH (1899) sind zahlreiche Blütenbesucher von *P. spicatum* und *P. ovatum* aufgeführt. Einige der in der vorliegenden Untersuchung festgestellten Insektenarten sind bereits als Besucher bekannt. In Tab. 6.1 sind die an den verschiedenen Standorten beobachteten Blütenbesucher zusammengestellt. Die Bestimmung der Insekten erfolgte nach STRESEMANN (1964) und SACK & KROBER (1930).

Die Liste der Blütenbesucher ist sicher nicht vollständig, da sich meine Beobachtungen nicht immer über einen ganzen Tag erstreckten. Zudem konnte ich nicht alle Standorte mehrmals besuchen. An jenen Standorten aber, die ich öfters aufsuchte, stellte ich fest, dass sich die Zusammensetzung der Insektenarten stark ändern kann. Abgesehen von der Jahreszeit spielt auch das Wetter eine wichtige Rolle. Bei schlechten Verhältnissen konnte ich fast keine Bienen beobachten. Hummeln dagegen sind auch bei regnerischem Wetter anzutreffen. Oft beobachtete ich, wie sie sich bei leichtem Regen am Stengel von *Phyteuma*, geschützt unter den Hochblättern, festklammerten und sobald der Regen nachliess, wieder ausflogen. Da sowohl *P. spicatum* als auch *P. ovatum* meist in grösseren Populationen

wachsen, werden sie sehr intensiv von Insekten besucht, sie sind so für die Besucher viel attraktiver, als weit zerstreut auftretende Arten. Beobachtungen an reich blühenden Wiesenstandorten (Glatt- und Goldhaferwiesen) ergaben, dass *Phyteuma* trotz grosser Konkurrenz durch andere Pflanzen, von zahlreichen Insekten frequentiert wird. Die Pflanzen sind ziemlich hoch und die Blütenstände stark exponiert (Abb. 6.8), sie üben dadurch eine grosse Anziehung auf die Besucher aus.



Abb. 6.8: Goldhaferwiese mit *P. ovatum*

Tab. 6.1: Blütenbesucher an verschiedenen Standorten von P. spicatum und P. ovatum

Besuchergruppen	Rafz	Hörnli	Zuger- berg	Walch- wilerb tal	Wägi- tal	Weiss- tannen	Seewis	Vals	Wich- len	Settig Spü- gen	Davos
<u>Hummeln</u>											
Bombus		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Honigbiene		+	+		+	+	+	+			
Apis mellifera											
Sandbiene		+									
Andrena											
Schwebefliegen	+	+	+		+	+	+	+			
Syrphidae											
Blumenfliegen			+							+	
Anthomyiidae											
Tanzfliegen											
Epididae	+	+	+	+	+	+	+	+			
Echte Fliegen		+	+		+	+	+	+			
Muscidae											
Kurzflügler											
Staphylinidae	+				+						
Rüsselkäfer	+				+						
Curculionidae											
Glanzkäfer	+										
Nitidulidae											
Stachelkäfer		+									
Nordellidae											
Weichwanzen											
Miridae					+						
Scheinbockkäfer											
Oedemeridae					+						
Kotfliegen											
Scatophagidae										+	

Artenszusammensetzung der wichtigsten Besuchergruppen:

Hummeln: B. lapidarius, B. silvarum, B. equestris, B. pratorum

Schwebefliegen: Volucella pellucens, Rhingia campestris, Eristalis, Arctophila bombiiformis

Tanzfliegen: Empis, Rhamphomyia

Hummeln (Bombus)

Sie stellen die wichtigste Besuchergruppe dar, da sie die zuverlässigsten Bestäuber sind. Beim Nektarsammeln krabbeln sie wild auf dem Blütenstand herum, dabei wird der ganze Körper von Pollen bedeckt. Oft berühren sie aber die Narben nie, da sie sich zwischen den Griffeln hindurchzwängen. Dies gilt vor allem für die kleineren Hummeln. Der Pollen wird dann meist beim Anflug auf die nächsten Blüten abgestreift. Beim Pollensammeln ist eine Bestäubung eher gesichert. Sie lassen sich nicht erst nieder auf einer Pflanze, sondern umklammern im Flug den Griffel und fressen den Pollen von der Griffelbürste. Dadurch berühren sie mit der Bauchseite, die immer wieder mit Pollen in Berührung kommt, die Narbenoberfläche (Abb. 6.9). Da sie nie sehr lange auf einem Blütenstand bleiben und von einer Pflanze zur andern fliegen, ist eine Fremdbestäubung sicher gewährleistet. Alle Hummeln, die ich beobachtete, wechselten nie zu einer andern Art, besuchten also nur *Phyteuma*. Sie unterscheiden aber *P. spicatum* und *P. ovatum* nicht. An Standorten mit beiden Arten und deren Hybriden konnte ich gut beobachten, wie sie von einer Art zur andern flogen. Untersuchungen im REM von "Pollenhöschen" einiger gesammelter Hummeln bestätigten die Blumenstetigkeit dieser Insekten.

Bienen (Apidae)

Die Honigbienen (Abb. 6.9) suchen bei *Phyteuma* vorwiegend nach Nektar. Da sie kleiner sind als Hummeln, kommt es dabei seltener zu einer Bestäubung. Manchmal bleibt etwas Pollen am Hinterleib haften, der dann eventuell beim Anflug auf die nächsten Blüten auf die Narben abgestreift wird. Auch Bienen sammeln zu gewissen Zeiten Pollen, dabei berühren sie nach meinen Beobachtungen die Narben etwas häufiger, zu einer Bestäubung kommt es aber viel seltener als bei Hummeln. Die Honigbienen, die ausgesprochen blumenstet sind, unterscheiden *P. spicatum* und *P. ovatum* ebenfalls nicht.

Schwebefliegen (Syrphiden)

Die meisten der beobachteten Schwebefliegen erreichen mit ihren langen Rüsseln den Nektar gut (*Rhingia campestris*: 3-4 mm, *Eristalis* sp: 2 mm, *Arctophila bombiliformis*: 2.5 mm,



Abb. 6.9: Blütenbesucher an *P. spicatum* und *P. ovatum*

Volucella pellucens: 3.2 mm). Am ehesten aber beobachtete ich sie beim Pollenfressen (Abb. 6.9). Bei einigen Tieren wurde der Darminhalt untersucht, indem die Hinterleibe abgetrennt und ausgedrückt wurden. Im Mikroskop konnte nur Pollen von *Phyteuma* festgestellt werden. Als Bestäuber kommen nur grössere Schwebefliegen in Frage, wie zum Beispiel *Rhingia*, *Volucella*, *Eristalis* und *Arctophila*, aber selbst bei diesen ist die Pollenübertragung eher selten, da sie kaum mit den Narben in Berührung kommen. Die kleineren Arten fressen den Pollen schwebend von der Griffelbürste, sie berühren dabei die Narbe meistens nicht.

Tanzfliegen (*Empididae*)

Vor allem die kleineren Arten (<5 mm) können als Nektardiebe betrachtet werden, da sie nie mit dem Pollen in Berührung kommen. Ihre Rüssellänge beträgt ca. 1.5 mm, bei den grösseren Arten 3 mm. Dies ist ausreichend, um zum Nektar zu gelangen. Die Tanzfliegen sind meist in grösserer Zahl an einem Blütenstand zu finden und bleiben dort auch längere Zeit. In tieferen Lagen sind sie fast überall anzutreffen.

Fliegen (*Brachycera*)

Die beobachteten Fliegen sind fast ausschliesslich Pollenfresser. Mit Ihren kurzen Rüsseln (<0.5 mm) können sie den Nektar nicht erreichen. Auch sie können kaum als Bestäuber betrachtet werden.

6.3 Samenansatz von *P. spicatum* und *P. ovatum* an verschiedenen Standorten

Um die Samenansätze zu ermitteln, habe ich an 11 verschiedenen Standorten Fruchtstände (10 pro Standort) kurz vor der Fruchtreife gesammelt und die Anzahl Samen pro Kapsel bestimmt. Da die Anzahl Samenanlagen pro Frucht bei den verschiedenen Individuen nicht konstant ist, habe ich für jeden Standort, der in die Untersuchung einbezogen wurde, die durchschnittliche Anzahl Samenanlagen ermittelt. Dazu wurden je fünf Blüten von acht Pflanzen untersucht und daraus die Mittelwerte berechnet. Die Ergebnisse sind in Tab. 6.2

aufgeführt.

Tab. 6.2: Samenansätze bei verschiedenen Populationen von *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden

Standort	Art	n	Samenansatz
Albis	P.sp.	10	49.0±14.4
Zugerberg	P.sp.	10	35.4±16.1
Wägital	P.sp.	10	56.3±23.3
Sattelegg	P.sp.	12	45.9±16.2
Seewis	P.ov.	10	47.9±27.1
Spügen	P.ov.	12	54.5±22.7
Sertig	P.ov.	12	88.6±24.3
Wichlen	P.ov.	15	83.4±17.2
Walenstadterberg	Hybr.	10	65.6±15.2
Weisstannental	Hybr.	10	57.3±12.8

Es fällt auf, dass Pflanzen von Wiesenstandorten meist etwas höhere Samenansätze aufweisen als jene in Wäldern. Dies lässt sich vor allem durch die höhere Anzahl von Bestäubern in Wiesen erklären. Die verschiedenen Experimente zeigten (Kap.6.2), dass sowohl *P. spicatum* als auch *P. ovatum* auf Fremdbestäubung angewiesen sind. Andererseits sind die verschiedenen Samenansätze auch auf wetterbedingte Unterschiede zurückzuführen. Fällt die Blütezeit einer Population in eine Regenperiode, ist die Besucherzahl geringer und dementsprechend auch der Samenansatz.

Auch innerhalb einer Population oder eines Blütenstandes wurden erhebliche Unterschiede im Samenansatz festgestellt. Durch das ungezielte Herumkrabbeln der Hummeln auf der Pflanze kommt es nie zu einer regelmässigen Bestäubung des ganzen Blütenstandes. Dagegen führen sie, durch den Aufbau des Blütenstandes bedingt, zahlreiche Nachbarbestäubungen durch. Da sich bei Geitonogamie fast keine Samen entwickeln (Kap.6.2.), trägt dies ebenfalls zur Herabsetzung des Samenansatzes bei. In den obersten Blüten sind meistens deutlich weniger Samen entwickelt als im unteren Teil des Blütenstandes. Vermutlich verliert die Pflanze ihre Attraktivität für die Insekten, wenn nur noch wenige Blüten offen sind, und wird demzufolge weniger besucht.

6.4 Schädlinge an oberirdischen Pflanzenteilen

Phyteuma spicatum wird sehr häufig von Rehen verbissen, sowohl in Wald- als auch in Grünlandgesellschaften. Bevorzugt werden vor allem die Blütenstände. Nach VOSER & NIEVERGELT (1975) wird *P. spicatum* von April bis Juni etwa gleich intensiv verbissen. Aufgrund dieser Untersuchungen gehört *P. spicatum* zu den Pflanzen, die von den Rehen am stärksten bevorzugt wurden. KLÖTZLI (1965) stellte bei dieser Art ebenfalls regelmässigen und starken Verbiss fest. Auch bei *P. ovatum* beobachtete ich häufig abgefressene Blütenstände. Die Auswirkung der Schädigung auf die einzelne Pflanze wurde im Rahmen dieser Arbeit nicht untersucht. Es kann aber angenommen werden, dass die Verbiisse einer mehrjährigen Pflanze, die in Wirtschaftswiesen (Glatthafer- und Goldhaferwiesen) verbreitet ist, welche ein- bis zweimal pro Jahr gemäht werden, nicht allzusehr schaden können.

Als weitere Schädlinge konnten Schaumzikaden und Gallmücken festgestellt werden. Unter dem Einfluss der Gallmücken (*Dasyneura phyteumatis*) schwillt die Krone der Blüten stark blasig an und bleibt geschlossen (Abb. 6.2). Im Innern befinden sich am Grunde feine Haare, zwischen welchen mehrere orangefarbene Larven leben (BUHR 1965). Meist sind nur einige Blüten eines Blütenstandes davon befallen. Die Stärke des Schadens ist nicht sehr gross, da in den übrigen Blüten noch genügend Samen gebildet werden können.

6.5 Zusammenfassung

Durch das Zusammendrängen von zahlreichen kleinen Blüten zu einer grossen, auffälligen Ähre gewinnt die Pflanze an Attraktivität. Der Pollen wird stark exponiert und ist dadurch einem vielfältigen Besucherkreis zugänglich. Auch der Nektar kann von verschiedenen Insekten ausgebeutet werden, wenn der Rüssel länger als 1 mm ist. Trotz dieser Vielfalt an Blütenbesuchern sind es doch nur wenige, die wirklich als Bestäuber in Frage kommen. Viele Besucher können als Nektarräuber oder Pollendiebe betrachtet werden. Die Pollenpräsentation ist für die Bestäubung der Pflanze wichtiger als die Anlockung durch den Nektar, da vor allem Insekten, die Pollen fressen, die Blüten bestäuben. Selbst die Hummel, als wichtigster Bestäuber, berührt beim Nektarsammeln die Narben weniger häufig

als beim Pollensammeln. Vor allem die kleinen Tanzfliegen, die oft in grösserer Zahl und meist längere Zeit auf einer Pflanze verweilen, kommen nicht mit dem Pollen in Berührung. Trotz der zahlreichen Räuber weisen die Pflanzen zum Teil recht hohe Samenansätze auf. Zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* bestehen keine blütenbiologischen Isolationsmechanismen. Am selben Standort blühen die beiden Arten immer gleichzeitig. Auch im Blütenbau stimmen sie grundsätzlich überein. Die Bestäuber machen keinen Unterschied zwischen den beiden Arten, sie wechseln von einer zur andern und auch zu den Mischformen. Die Bevorzugung einer bestimmten Farbe konnte ich nicht beobachten.



Abb. 6.10: Gallmücken an *P. ovatum*

7. OEKOLOGIE

7.1 Einleitung

In der Literatur findet man nur wenig Angaben über die Ökologie von *P. spicatum* und *P. ovatum* (BRAUN-BLANQUET & RÜBEL 1936, ELLENBERG 1979, HESS, LANDOLT & HIRZEL 1980, HEGI 1918, OBERDORFER 1979). *Phyteuma spicatum* kommt vorwiegend in der kollinen und montanen Stufe vor, häufig in Laubwäldern (Ordnungscharakterart der *Fagetalia* Pawl.28) und an Waldrändern, seltener in Nadelwäldern. In höheren Lagen trifft man sie vor allem in Goldhaferwiesen (*Polygono-Trisetion* Br.-Bl.47) und in Hochstaudenfluren (*Adenostylion-alariae* Br.-Bl.25). An wenigen Stellen steigt sie bis auf 2000 m. *Phyteuma ovatum* ist hauptsächlich in der subalpinen Stufe verbreitet. Sie ist häufig in Goldhaferwiesen, an feuchten, nicht zu schattigen Waldstellen, in Hochstaudenfluren und im Grünerlengebüsch zu finden. Auf der Alpensüdseite steigt sie in feuchten Schluchten bis 600 m oder vereinzelt noch weiter hinab.

Anhand der Begleitpflanzen soll versucht werden, die Standorte von *P. spicatum* und *P. ovatum* zu charakterisieren, um so ein Bild über die Ökologie der beiden Arten zu erhalten. Ferner soll untersucht werden, ob zwischen der morphologischen Variabilität der Pflanzen und den Standortverhältnissen ein Zusammenhang bestehe. Als Kenngrößen für die ökologische Standortcharakterisierung wurden die Zeigerwerte der dort vorkommenden Pflanzen verwendet.

7.2 Pflanzensoziologische Untersuchungen

Nachstehende Ausführungen versuchen einen Überblick über die verschiedenen Pflanzengesellschaften zu geben, in denen *P. spicatum* und *P. ovatum* vorkommen.

An allen Standorten notierte ich für sämtliche Begleitpflanzen (nur Kormophyten) in der Baum-, Strauch- und Krautschicht die Artmächtigkeit nach BRAUN-BLANQUET(1964). Diese Auf-

nahmen wurden während der Blütezeit von *Phyteuma* durchgeführt (Nomenklatur nach EHRENDORFER 1973). Die geographische Lage der Untersuchungsflächen ist in Abb. 2.1 dargestellt. Bei der Auswahl der Standorte achtete ich darauf, dass ein möglichst breites ökologisches Spektrum abgedeckt wurde (Geographische Lage, Höhenlage und Vegetation).

Alle Begleitarten (Kraut- und Strauchschicht) sind in Tab. 7.1 (Anhang) aufgeführt, geordnet nach ihrer Stetigkeit.

Insgesamt notierte ich an den 20 Standorten 218 Pflanzenarten, davon kommen 86 Arten (ca. 40%) nur an einem Standort vor. Die durchschnittliche Anzahl Arten pro Aufnahme streut zwischen 10 und 56, wobei zwei Drittel der Standorte 25-40 aufweisen. Es handelt sich also meist um sehr artenreiche Pflanzenbestände.

Als häufigste Begleiter (Kraut- und Strauchschicht) von *P. spicatum* (in mehr als der Hälfte der Aufnahmen vertreten) kommen vor:

<i>Ajuga reptans</i>	<i>Lonicera xylosteum</i>
<i>Carex sylvatica</i>	<i>Oxalis acetosella</i>
<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Primula elatior</i>
<i>Fragaria vesca</i>	

Häufigste Begleiter (Kraut- und Strauchschicht) von *P. ovatum*:

<i>Alchemilla vulgaris</i>	<i>Luzula sylvatica</i>
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	<i>Ranunculus acris</i>
<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Ranunculus nemorosus</i>
<i>Dactylorhiza maculata</i>	<i>Heracleum sphondylium</i>
<i>Galium album</i>	<i>Rumex acetosa</i>
<i>Geranium sylvaticum</i>	<i>Taraxacum officinale</i>
<i>Knautia dipsacifolia</i>	<i>Trisetum flavescens</i>

Im folgenden werden die verschiedenen Standorte aufgrund der dort vorherrschenden Pflanzengesellschaften beschrieben. In den meisten Untersuchungsflächen findet man Vertreter von verschiedenen Pflanzengesellschaften. Für die Waldgesellschaften (Nomenklatur nach ELLENBERG & KLÖTZLI 1979) verwendete ich den Kartierungsschlüssel der Waldkartierung des

Kantons Zürich (erstellt von der Beratungsgemeinschaft für Umweltfragen, Zürich), für die Grünlandgesellschaften denjenigen von W. DIETL (1977).

Waldegg (1)

Waldmeister-Buchenwald (feuchte Variante) *Galio odorati-Fagetum typicum*

Wichtigste Vertreter der Baumschicht:

Fagus sylvatica
Abies alba
Quercus petraea

Zeigerpflanzen dieser Pflanzengesellschaft:

<i>Poa nemoralis</i>	<i>Epilobium montanum</i>
<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Lamiasstrum montanum</i>
<i>Geranium robertianum</i>	<i>Carex sylvatica</i>
<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Milium effusum</i>
<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Geum urbanum</i>
<i>Galium odoratum</i>	<i>Stachys sylvatica</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>Impatiens parviflora</i>

Rafz (2)

Waldmeister-Buchenwald (feuchte Variante) *Galio odorati-Fagetum typicum* mit Übergang zu:

Traubenkirschen-Eschenwald *Pruno-Fraxinetum*

Wichtigste Vertreter der Baumschicht:

<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Alnus glutinosus</i>
<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Ulmus glabra</i>
<i>Fraxinus excelsior</i>	

Zeigerpflanzen des Waldmeister-Buchenwaldes:

<i>Moehringia trinervia</i>	<i>Milium effusum</i>
<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Dryopteris filix-mas</i>
<i>Geranium robertianum</i>	<i>Paris quadrifolia</i>
<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Geum urbanum</i>
<i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>Primula elatior</i>
<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Circaea lutetiana</i>
<i>Galium odoratum</i>	<i>Stachys sylvatica</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>
<i>Lamiasstrum montanum</i>	<i>Ranunculus ficaria</i>
<i>Carex sylvatica</i>	

Zeigerpflanzen des Traubenkirschen-Eschenwaldes:

<i>Angelica silvestris</i>	<i>Alnus glutinosa</i>
<i>Prunus padus</i>	<i>Caltha palustris</i>
<i>Urtica dioica</i>	<i>Stellaria alsine</i>
<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Crepis paludosa</i>

Wettswil (3)

Waldmeister-Buchenwald (feuchte Variante) *Galio odorati-Fagetum typicum*

Wichtigster Vertreter der Baumschicht:

Picea abies

Zeigerpflanzen:

<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Phyteuma spicatum</i>
<i>Lysimachia nemorum</i>	<i>Lamium montanum</i>
<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>Carex sylvatica</i>
<i>Geranium robertianum</i>	<i>Milium effusum</i>
<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Stachys sylvatica</i>
<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Circaea lutetiana</i>
<i>Galium odoratum</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>

Hörnli (4)

Bergseggen-Buchenwald *Carici albae-Fagetum caricetosum montanae*

Eiben-Buchenwald *Taxo-Fagetum*

Wichtigste Vertreter der Baumschicht:

<i>Picea abies</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
--------------------	------------------------

Zeigerpflanzen:

<i>Luzula sylvatica</i>	<i>Aquilegia atrata</i>
<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Carex flacca</i>
<i>Galium rotundifolium</i>	<i>Mercurialis perennis</i>
<i>Vicia sepium</i>	<i>Carex montana</i>
<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Sesleria coerulea</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>Laserpitium latifolium</i>
<i>Sanicula europaea</i>	<i>Centaurea montana</i>
<i>Ajuga reptans</i>	<i>Aster bellidiastrium</i>
<i>Primula elatior</i>	<i>Veronica latifolia</i>
<i>Daphne mezereum</i>	

Hörnli 2 (5)

Berg-Golghaferwiese (eher magere Ausbildung) *Anthriscus-Trisetum*

Zeigerpflanzen:

<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Rumex acetosa</i>
<i>Trisetum flavescens</i>	<i>Lolium perenne</i>
<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Alchemilla vulgaris</i>
<i>Trifolium pratense</i>	<i>Silene dioica</i>
<i>Anthriscus sylvestris</i>	<i>Phyteuma spicatum</i>
<i>Heracleum sphondylium</i>	

Egg (6)

Zahnwurz-Buchenwald *Cardamino-Fagetum*

Wichtigster Vertreter der Baumschicht:

Picea abies

Zeigerpflanzen:

<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Viburnum lantana</i>
<i>Galium odoratum</i>	<i>Mercurialis perennis</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>Bromus ramosus</i>
<i>Epilobium montanum</i>	<i>Carex montana</i>
<i>Paris quadrifolia</i>	<i>Actaea spicata</i>
<i>Carex flacca</i>	

Albis (7)

Ahorn-Eschenwald *Aceri-Fraxinetum*

Wichtigster Vertreter der Baumschicht:

Picea abies

Zeigerpflanzen:

<i>Mycelis muralis</i>	<i>Paris quadrifolia</i>
<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Geum urbanum</i>
<i>Geranium robertianum</i>	<i>Primula elatior</i>
<i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>Viburnum lantana</i>
<i>Galium odoratum</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>Cirsium oleraceum</i>
<i>Epilobium montanum</i>	<i>Urtica dioica</i>
<i>Carex sylvatica</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>
<i>Ajuga reptans</i>	<i>Actaea spicata</i>
<i>Dryopteris filix-mas</i>	

Zugerberg (8)

wechselfeuchte, eher magere Wiese mit Zeigerpflanzen aus verschiedenen Pflanzengesellschaften:

Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobromion*):

<i>Bromus erectus</i>	<i>Medicago lupulina</i>
<i>Sanguisorba minor</i>	

Nass- und Streuwiesen (*Molinietalia*):

<i>Valeriana dioica</i>	<i>Dactylorhiza maculata</i>
<i>Crepis paludosa</i>	<i>Cirsium oleraceum</i>

Berg-Goldhaferwiese (*Anthriscio-Trisetetum*):

<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Heracleum sphondylium</i>
<i>Trisetum flavescens</i>	<i>Alchemilla vulgaris</i>
<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Chaerophyllum hirsutum</i>
<i>Trifolium pratense</i>	

Walchwilerberg (9)

Zahnwurz-Buchenwald *Cardamino-Fagetum*

Seggen-Bacheschenwald *Carici remotae-Fraxinetum*

Wichtigste Vertreter der Baumschicht:

Fagus sylvatica
Fraxinus excelsior
Picea abies

Zeigerpflanzen:

<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Carex montana</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>Allium ursinum</i>
<i>Lamiaeum montanum</i>	<i>Angelica sylvestris</i>
<i>Carex sylvatica</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>
<i>Ajuga reptans</i>	<i>Valeriana dioica</i>
<i>Ligustrum vulgare</i>	<i>Veronica latifolia</i>
<i>Viburnum lantana</i>	<i>Rosa pendulina</i>
<i>Lilium martagon</i>	

Sattlegg (10)

Ahorn-Eschenwald *Aceri-Fraxinetum*

Wichtigste Vertreter der Baumschicht:

Acer pseudoplatanus
Fagus sylvatica
Alnus incana
Picea abies

Zeigerpflanzen:

<i>Mycelis muralis</i>	<i>Dryopteris filix-mas</i>
<i>Poa nemoralis</i>	<i>Sanicula europaea</i>
<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Primula elatior</i>
<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Deschampsia caespitosa</i>
<i>Phyteuma spicatum</i>	<i>Cirsium oleraceum</i>
<i>Epilobium montanum</i>	<i>Angelica sylvestris</i>
<i>Lamium montanum</i>	<i>Equisetum arvense</i>
<i>Carex sylvatica</i>	<i>Veronica latifolia</i>
<i>Ajuga reptans</i>	<i>Petasites alba</i>

Wägital (11)

Berg-Fromentalwiese (wechselfeuchte, magere Ausbildung) *Alchemillo-Arrhenatheretum*

Zeigerpflanzen:

<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Galium album</i>
<i>Trisetum flavescens</i>	<i>Alchemilla vulgaris</i>
<i>Tritolium pratense</i>	<i>Geranium sylvaticum</i>
<i>Arrhenatherum elatius</i>	

Walenstadterberg (12)

Berg-Fromentalwiese *Alchemillo-Arrhenatheretum*

Zeigerpflanzen:

<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Galium album</i>
<i>Tritolium pratense</i>	<i>Taraxacum officinale</i>
<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>Lolium perenne</i>

Maderanertal 1 (13)

Berg-Fromentalwiese (Fragment, sehr nährstoffreich und artenarm) *Alchemilo-Arrhenatheretum*

Zeigerpflanzen:

Dactylis glomerata
Trifolium pratense

Crepis biennis
Arrhenatherum elatius

Weisstannental 2 (15)

Berg-Goldhaferwiese (magere Ausbildung) *Anthriscus-Trisetetum*

Zeigerpflanzen:

Dactylis glomerata
Trisetum flavescens
Taraxacum officinale
Trifolium pratense
Trifolium repens

Alchemilla vulgaris
Geranium sylvaticum
Chaerophyllum hirsutum
Phyteuma spicatum
Phyteuma ovatum

Maderanertal 2 (17)

Berg-Goldhaferwiese (magere Ausbildung) *Anthriscus-Trisetetum*

Zeigerpflanzen:

Trisetum flavescens
Taraxacum officinale
Trifolium pratense
Heracleum sphondylium
Crepis biennis
Rumex acetosa

Alchemilla vulgaris
Geranium sylvaticum
Chaerophyllum hirsutum
Campanula rhomboidalis
Phyteuma ovatum

Seewis (18)

Berg-Goldhaferwiese (magere, wechselfeuchte Ausbildung) *Anthriscus-Trisetetum*

Zeigerpflanzen:

Dactylis glomerata
Trisetum flavescens
Taraxacum officinale
Anthriscus silvestris
Heracleum sphondylium

Alchemilla vulgaris
Geranium sylvaticum
Chaerophyllum hirsutum
Phyteuma ovatum

Vals (19)

Berg-Goldhaferwiese *Anthriscus-Trisetum*

Zeigerpflanzen:

<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Alchemilla vulgaris</i>
<i>Trisetum flavescens</i>	<i>Geranium sylvaticum</i>
<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Silene dioica</i>
<i>Trifolium pratense</i>	<i>Chaerophyllum hirsutum</i>
<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Polygonum bistorta</i>
<i>Crepis biennis</i>	<i>Phyteuma ovatum</i>
<i>Rumex acetosa</i>	

Wichlen (20)

Zeigerpflanzen verschiedener Pflanzengesellschaften:

Nass- und Streuwiesen (*Molinietalia*):

<i>Cirsium oleraceum</i>	<i>Trollius europaeus</i>
<i>Dactylorhiza maculata</i>	

Hochstaudenfluren (*Adenostyletalia*):

<i>Veratrum album</i>	<i>Aconitum lycoctonum</i>
<i>Aconitum napellus</i>	<i>Solidago virgaurea</i>
<i>Carduus personata</i>	<i>Deschampsia caespitosa</i>
<i>Viola biflora</i>	<i>Primula elatior</i>
<i>Geranium sylvaticum</i>	<i>Phyteuma ovatum</i>

Sertig (21)

Subalpine Goldhaferwiese *Phleo alpini-Trisetum*

Zeigerpflanzen:

<i>Trisetum flavescens</i>	<i>Myosotis sylvatica</i>
<i>Trifolium pratense</i>	<i>Phyteuma ovatum</i>
(subsp. <i>nivale</i>)	<i>Phleum alpinum</i>
<i>Alchemilla vulgaris</i>	<i>Poa alpina</i>
<i>Geranium sylvaticum</i>	<i>Crepis aurea</i>
<i>Silene dioica</i>	<i>Ligusticum mutellina</i>
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	

Splügen (22)

subalpine Hochstaudenflur *Adenostylin*

Zeigerpflanzen:

<i>Alnus viridis</i>	<i>Deschampsia caespitosa</i>
<i>Peucedanum ostruthium</i>	<i>Aconitum lycoctonum</i>
<i>Adenostyles alliariae</i>	<i>Phyteuma ovatum</i>
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	<i>Pedicularis recutita</i>
<i>Viola biflora</i>	<i>Cicerbita alpina</i>
<i>Geranium sylvaticum</i>	<i>Soldanella alpina</i>
<i>Rosa pendulina</i>	

7.3 Ökologische Zeigerwerte

Zu jeder Begleitpflanze notierte ich die ökologischen Zeigerwerte nach ELLENBERG (1979). Ich ermittelte dann für jeden Standort die durchschnittlichen Werte. Die Mächtigkeit einer Art, die nach der Skala von BRAUN-BLANQUET (1964) geschätzt wurde, berücksichtigte ich dabei nicht. Dies ist nach ELLENBERG (1979) in der Regel nicht erforderlich, da die Häufigkeit einer Art an einem Standort oft auch eine Folge der spezifischen Wuchsweise ist. Die Ergebnisse sind in Tab. 7.2 aufgeführt.

Die mittleren Zeigerwerte für die Aufnahmen mit *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden sind in Tab. 7.3 zusammengestellt. Die durchschnittlichen Feuchtezahlen der drei untersuchten Gruppen liegen alle etwa in demselben Bereich. Die Pflanzen zeigen an allen Standorten mässig feuchte Bodenverhältnisse an. Für *P. spicatum* wird die Feuchtezahl 5 angegeben, für *P. ovatum* 6, sie liegen also mehr oder weniger im Bereich der Durchschnittswerte der Standorte. Die durchschnittlichen Werte der Reaktionszahl liegen zwischen 5.9 und 7.2, die Böden können überall als schwach sauer bis schwach basisch bezeichnet werden. Die mittleren Stickstoffzahlen der Standorte beider Arten reichen von 4.8 bis 6.4. Sie zeigen mässig stickstoffreiche bis stickstoffreiche Standorte an.

Tab. 7.2: Durchschnittliche Zeigerwerte der untersuchten Standorte
(L = Lichtzahl, T = Temperaturzahl, K = Kontinentalitätszahl
F = Feuchtezahl, R = Reaktionszahl, N = Stickstoffzahl)

Standort	Art	L	T	K	F	R	N
Waldegg	<i>P. spicatum</i>	4.6	4.9	3.6	5.2	5.9	5.6
Rafz	<i>P. spicatum</i>	4.9	4.9	3.4	6.2	6.6	5.9
Wettswil	<i>P. spicatum</i>	4.0	4.9	3.2	5.8	6.5	6.1
Hörnli 1	<i>P. spicatum</i>	5.3	4.5	3.4	5.2	6.0	5.0
Hörnli 2	<i>P. spicatum</i>	6.2	4.8	3.4	5.2	6.0	5.8
Egg	<i>P. spicatum</i>	5.3	4.7	3.3	5.0	6.2	5.1
Albis	<i>P. spicatum</i>	4.5	5.1	3.2	5.4	6.6	6.4
Zugerberg	<i>P. spicatum</i>	5.9	4.9	3.3	5.5	6.9	5.3
Walchwilerberg	<i>P. spicatum</i>	4.7	4.8	3.4	5.5	6.7	5.3
Sattelegg	<i>P. spicatum</i>	5.5	4.5	3.5	5.7	6.5	5.6
Wägital	<i>P. spicatum</i>	6.7	4.7	3.3	6.1	6.6	4.9
Walenstadterb.	Hybriden	6.7	4.7	3.2	5.4	7.2	5.3
Maderanertal 1	Hybriden	6.9	4.4	3.3	5.4	6.5	6.4
Weisstannental	Hybriden	6.3	4.3	3.4	5.4	6.4	5.6
Maderanertal 2	<i>P. ovatum</i>	6.6	3.7	3.4	5.4	5.9	4.8
Seewis	<i>P. ovatum</i>	6.5	3.8	3.4	5.7	6.5	5.0
Valsertal	<i>P. ovatum</i>	7.0	4.1	3.6	5.5	6.4	5.7
Wichlen	<i>P. ovatum</i>	5.6	3.5	3.0	5.5	5.7	5.5
Sertig	<i>P. ovatum</i>	7.0	3.1	3.5	5.6	6.4	5.8
Splügen	<i>P. ovatum</i>	5.7	3.2	3.3	5.8	6.2	5.3

Tab. 7.3: Durchschnittliche Zeigerwerte von *P. spicatum*, *P. ovatum* und den Hybriden

Zeigerwert	<i>P. spicatum</i> x Min./Max.	Hybriden x Min./Max.	<i>P. ovatum</i> x Min./Max.
Lichtzahl	5.2 (4.0-6.7)	6.6 (6.3-6.9)	6.4 (5.6-7.0)
Temperaturzahl	4.8 (4.5-5.1)	4.5 (4.3-4.7)	3.6 (3.1-4.1)
Kontinentalität	3.4 (3.2-3.6)	3.3 (3.2-3.4)	3.4 (3.0-3.6)
Feuchtezahl	5.5 (5.0-6.2)	5.4 (5.4-5.5)	5.6 (5.4-5.8)
Reaktionszahl	6.4 (5.9-6.9)	6.7 (6.4-7.2)	6.2 (5.7-6.5)
Stickstoffzahl	5.5 (4.9-6.4)	5.8 (5.3-6.4)	5.4 (4.8-5.8)

In der durchschnittlichen Lichtzahl unterscheiden sich die einzelnen Aufnahmen stärker. Sie liegt zwischen 4 (ziemlich schattig) und 7 (Halblichtpflanzen, meist bei vollem Licht, manchmal auch im Schatten). Vor allem *P. spicatum* kommt sowohl im Wald (tiefere Lagen) als

auch in Wiesen (höhere Lagen) häufig vor. Dagegen ist *P. ovatum* häufiger in Wiesen oder höchstens in sehr aufgelockerten Waldstellen zu finden. Die mittlere Temperaturzahl ist bei *P. ovatum* selbstverständlich tiefer (3.7), kommt sie doch vorwiegend in der montanen bis subalpinen Stufe vor. *P. spicatum* ist vorwiegend in der kollinen, weniger in der montanen Stufe verbreitet. Die Durchschnittswerte dieser Standorte liegen bei 4.7.

Hauptkomponentenanalyse der Zeigerwerte

Im folgenden geht es darum, Unterschiede oder Ähnlichkeiten zwischen den einzelnen Standorten, die je durch 6 Merkmale (Zeigerwerte, Tab. 7.3) charakterisiert werden, übersichtlich darzustellen. Eine geeignete Methode, stellt die Hauptkomponentenanalyse dar (vgl. dazu FLURY & RIEDWYL 1983).

Das Ziel der Hauptkomponentenanalyse liegt darin, den mehrdimensionalen Merkmalsraum bei minimalem Informationsverlust auf möglichst wenige Dimensionen zu reduzieren. Anstelle einer grossen Zahl von Merkmalen stehen dann wenige Faktoren oder Hauptkomponenten.

Die folgende Analyse wurde mit PROC PRINCOMP (SAS INSTITUTE INC. 1982b), basierend auf der Kovarianzmatrix, durchgeführt. Da die Kovarianzmatrix schlecht interpretierbar ist, wird die Korrelationsmatrix dargestellt (Tab. 7.4).

Tab. 7.4: Korrelationsmatrix der Zeigerwerte

	L	T	K	F	R	N
Lichtzahl	1.00	-0.50	0.19	-0.04	0.11	-0.24
Temperaturzahl	-0.50	1.00	-0.03	-0.08	0.39	0.22
Kontinentalität	0.19	-0.03	1.00	-0.07	-0.06	-0.04
Feuchtezahl	-0.04	-0.08	-0.07	1.00	0.35	0.05
Reaktionszahl	0.11	0.39	-0.06	0.35	1.00	0.12
Stickstoffzahl	-0.24	0.22	-0.04	0.05	0.12	1.00

Tab. 7.4 zeigt, dass der Lichtfaktor und die Temperaturzahl am stärksten miteinander korreliert sind (negativ). Dies entspricht der Tatsache, dass *Phyteuma* in tieferen oder in höheren, geschützten Lagen mit starker Sonneneinstrahlung (z.B. Seewis) nur im Wald oder an schattigen Waldrändern vorkommt. Erst in höheren Regionen (bei tieferen Durchschnittstemperaturen) ist sie häufig in Wiesen anzutreffen. Im weiteren besteht eine schwache Korrelation zwischen der Feuchtezahl und der Reaktionszahl.

Tab. 7.5 zeigt für jede Hauptkomponente deren Varianz (Eigenwert) und den Anteil an der Summe der Varianzen. Die erste Hauptkomponente umfasst 59% der totalen Varianz. Die ersten drei Hauptkomponenten umfassen zusammen bereits 89% der totalen Varianz. Ohne allzu grossen Informationsverlust ist es demnach möglich, für die Interpretation der Daten nur die ersten drei zu berücksichtigen.

Tab. 7.5: Varianzen der Hauptkomponenten

Hauptkomponente	Varianz (Eigenwert)	Relat. Anteil an d. totalen Varianz	Kumulierter Anteil
P1	1.032	0.598	0.598
P2	0.308	0.179	0.776
P3	0.200	0.116	0.892
P4	0.126	0.073	0.965
P5	0.043	0.025	0.990
P6	0.017	0.010	1.000

Tab. 7.6: Koeffizienten der Hauptkomponententransformation

Hauptkomponente	L	T	K	F	R	N
P1	0.897	-0.415	0.023	-0.005	-0.008	-0.151
P2	0.381	0.748	0.018	0.029	0.509	0.188
P3	0.036	-0.273	-0.008	0.098	0.016	0.956

Die Zusammensetzung der einzelnen Faktoren (Hauptkomponenten) geht aus Tab. 7.6 hervor. P1 hat einen hohen Koeffizienten für die Variable L (Lichtzahl) und einen mittleren für T (Temperaturzahl), sie wird im wesentlichen durch diese beiden Variablen bestimmt. Die wichtigsten Bestandteile von P2 sind T und R (Reaktionszahl). Bei der 3. Hauptkomponenten hat N (Stickstoffzahl) eine sehr hohe Ladung.

In Abb. 7.1 sind die Standorte in Abhängigkeit der drei ersten Hauptkomponenten dargestellt.

Die erste Hauptkomponente, die vor allem für die Licht- (positiv) und die Temperaturzahl (negativ) hohe Ladungen aufweist, trennt die beiden Arten *P. spicatum* und *P. ovatum* am stärksten. Man könnte sie als Höhenvariable bezeichnen. Wie bereits erwähnt, kommt *P. spicatum* vorwiegend in tieferen und schattigeren Lagen vor, *P. ovatum* dagegen in höheren und stärker besonnten (Wiesen und Hochstaudenfluren). In der montanen Stufe ist aber *P. spicatum* ebenso häufig in Wiesen zu finden, im Rahmen meiner Untersuchungen meist zusammen mit *P. ovatum*, wobei sie dann aber immer hybridisieren. Beispiele für solche Standorte sind Walenstadterberg (12), Maderanertal 1 (13) und Weisstannental 2 (15). Es kann aber deshalb nicht von einer Trennung der beiden Arten durch die erste Hauptkomponente gesprochen werden, da keine klar abgetrennten Gruppen gebildet werden; es sind vielmehr zwei Gruppen, die durch fließende Übergänge miteinander verbunden sind.

Die zweite Hauptkomponente erfasst vorwiegend die Temperatur- und die Reaktionszahl. Sie vermag die beiden Arten nicht zu trennen. Auch die dritte Hauptkomponente, die für die Stickstoffzahl steht, zeigt keine Unterschiede auf zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum*, ein Hinweis darauf, dass in bezug auf die untersuchten Bodenfaktoren keine Unterschiede zwischen den beiden Arten bestehen. Eine univariate Varianzanalyse bestätigte, dass in bezug auf die drei Faktoren - Feuchtezahl, Reaktionszahl und Stickstoffzahl - keine signifikanten Unterschiede bestehen. *P. spicatum* und *P. ovatum* stellen demzufolge ähnliche Ansprüche an die Bodenverhältnisse.

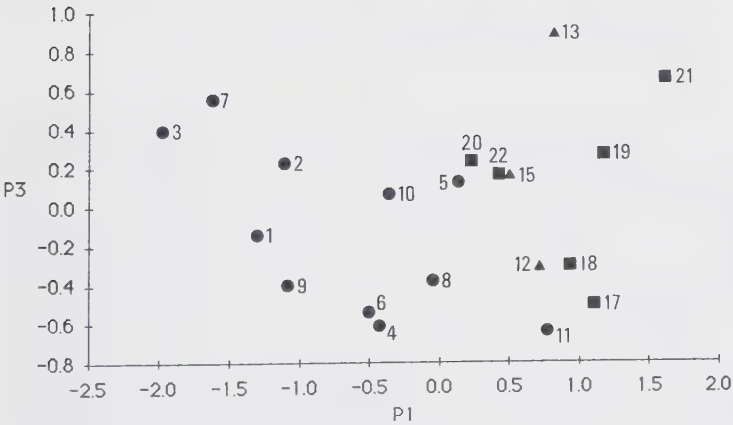
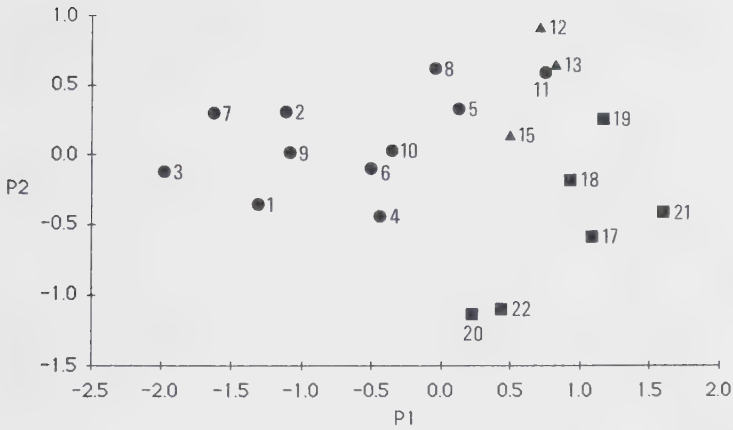


Abb. 7.1:

Hauptkomponentenanalyse der untersuchten Standorte mit den 6 Zeigerwerten als Variablen

● *P. spicatum* ▲ Hybriden ■ *P. ovatum*

7.4 Zusammenfassung

Phyteuma spicatum kommt in der kollinen und submontanen Stufe vorwiegend in Wäldern vor, die in der Ordnung *Fagetalia* zusammengefasst sind und gilt als Charakterart dieser Wälder. Häufig ist sie im Waldmeister-Buchenwald (feuchte Variante) verbreitet oder im etwas feuchteren Ahorn-Eschenwald. Sie ist stellenweise in grossen Populationen anzutreffen. In der montanen Stufe ist sie ebenfalls häufig in Buchenwäldern zu finden (z.B. Zahnwurz-Buchenwald). In dieser Höhenlage ist *P. spicatum* auch in Grünlandgesellschaften vertreten, vor allem in Fromental- und in Goldhaferwiesen (z.B. Hörnli 2 und Wägital). In diesen Wiesen kommen dann weiter in Richtung Alpenraum sowohl *P. spicatum* als auch *P. ovatum* zusammen vor, wobei sie dann jeweils hybridisieren. Beispiele für solche Übergangszonen sind die Standorte Walenstadterberg, Weisstannental und Maderanertal 1. In höheren Lagen, vor allem in der subalpinen Stufe, ist fast ausschliesslich *P. ovatum* vertreten, vorwiegend in subalpinen Goldhaferwiesen und in Hochstaudenfluren.

Nicht selten findet man in diesen Wiesen und Hochstaudenfluren als Begleiter von *Phyteuma* Vertreter der Nass- und Streuwiesen. Beide Arten bevorzugen eher feuchtere Standorte. OBERDORFER (1957) betrachtet *P. spicatum* und *P. ovatum* als Differentialarten des *Polygono-Trisetion*. MARSCHALL (1947) führt *P. ovatum* als Charakterart der Goldhaferwiesen auf und bezeichnet sie als eine gute Differentialart zur Talfettwiese.

In der kollinen und submontanen Stufe ist die ursprüngliche potentielle Vegetation dieser sekundären Wirtschaftswiesen der Waldmeister-Buchenwald und (an feuchteren Standorten) der Ahorn-Eschenwald, in der montanen Stufe ebenfalls vorwiegend Buchenwaldgesellschaften und Ahorn-Eschenwald. Es ist deshalb verständlich, dass *Phyteuma* zugleich als Charakterart der Buchenwälder als auch der Bergfettwiesen gilt. Alle diese Pflanzengesellschaften sind verbreitet auf mässig sauren bis schwach basischen und feuchten bis mässig frischen Böden.

Die Auswertungen mit den Zeigerwerten der Begleitpflanzen an den einzelnen Standorten ergaben, dass sowohl *P. spicatum* als auch *P. ovatum* mittlere Böden besiedeln. Gemäss Literatur (ELLENBERG 1979) bevorzugt *P. ovatum* eher feuchtere und stickstoffreichere Standorte als *P. spicatum*, was ich mit meinen Untersuchungen nicht bestätigen konnte. Für die drei Bodenfaktoren Feuchtezahl, Reaktionszahl und Stickstoffzahl ergaben sich keine signi-

fikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Standorten. Die ökologische Trennung der beiden Arten erfolgt nur durch den ersten Faktor der Hauptkomponentenanalyse, der als Höhenvariable bezeichnet werden kann. In der Übergangszone zwischen den beiden Gruppen finden wir zahlreiche Hybridpopulationen.

8. ZUSAMMENFASSUNG

Um die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* zu studieren, führte ich mit Material von Standorten in der Schweiz zahlreiche Untersuchungen durch, unter Berücksichtigung verschiedener biologischer Aspekte. Die beiden sehr variablen Arten können aufgrund der morphologischen Merkmale nur schwer auseinandergelassen werden. Im vegetativen Bereich unterscheiden sie sich nicht. Meine Untersuchungen ergaben signifikante Unterschiede zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* in der Griffellänge. Es konnte aber gezeigt werden, dass bei *P. spicatum* zum Teil ebenso lange Griffel wie bei *P. ovatum* vorkommen, z.B. bei der Population Bachtel II und bei den Hybridpopulationen. Zudem zeigte das Merkmal eine grosse Plastizität. Bei den kultivierten Pflanzen im Botanischen Garten hatten alle Individuen von *P. spicatum* längere Griffel als an den natürlichen Standorten. Dieses Merkmal kann also nicht zur Unterscheidung der beiden Arten herangezogen werden. Das auffallendste und einzige Unterscheidungsmerkmal ist die Farbe. Die Blüten von *P. spicatum* sind weiss und jene von *P. ovatum* schwarzviolett. Die Farben sind auf Anthocyane (*P. ovatum*) oder Modifikationen derselben (*P. spicatum*) zurückzuführen.

Trotz der grossen Variabilität innerhalb von Populationen lassen sich die einzelnen Individuen, aufgrund aller untersuchten Merkmale (mittels einer Diskriminanzanalyse), recht gut den betreffenden Populationen zuordnen. Bei Pflanzen, die ausschliesslich allogam sind, ist die teilweise recht deutliche Abgrenzung der Populationen nicht unbedingt zu erwarten, ein weiterer Hinweis dafür, dass Genfluss über grössere Distanzen nicht sehr häufig ist.

Die Untersuchungen an Pollenmutterzellen ergaben bei beiden Arten die gleiche Chromosomenzahl, nämlich $n=11$. Bei einigen Pflanzen von *P. spicatum* beobachtete ich noch zusätzlich 1-2 B-Chromosomen. Bei einer Pflanze mit einem B-Chromosom fand ich, mit einer Häufigkeit von 25%, Pollenkörner mit vier Keimporen, anstelle von drei Poren bei normalen Pollenkörnern. Ich vermute, dass diese Veränderung mit einer Mutation des B-Chromosoms im Zusammenhang stehen könnte.

Kreuzungen zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum* führten zu keinen Unterschieden im Samenan-
satz gegenüber innerartlichen Kreuzungen. Ebenso erfolgreich waren solche innerhalb
Hybridpopulationen und Rückkreuzungen. Die unterschiedlichen Samenansätze bei den vorge-
nommenen Kreuzungen sind wohl eher vom physiologischen Zustand der Pflanzen abhängig.
Dabei könnte das Vorkommen von B-Chromosomen eine Rolle spielen.

Beide Arten sind selbstinkompatibel, was experimentell gezeigt werden konnte. Bei Geito-
nogamie entwickelten sich praktisch keine Samen. Mit Hilfe der Fluoreszenzmikroskopie
war es möglich, das Pollenschlauchwachstum im Griffel nach Selbst- und nach Fremdbe-
stäubung zu beobachten. Es stellte sich heraus, dass die anfängliche Geschwindigkeit des
Pollenschlauchwachstums in beiden Fällen etwa gleich gross ist, dass aber inkompatible
Pollenschläuche höchstens bis zur Hälfte in den Griffel hineinwachsen, wo sie in ihrem
Wachstum gehemmt werden, während kompatible in zwei Tagen bis zu den Samenanlagen
durchwachsen. Diese Beobachtungen weisen auf ein gametophytisches Inkompatibilitätssystem
hin. Die durchschnittliche Länge und die Anzahl der Kallosepfropfen waren nach Fremd- und
Selbstbestäubung mehr oder weniger gleich.

Blütenbiologische Isolationsmechanismen bestehen nicht zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum*.
Im Blütenbau stimmen die beiden Arten grundsätzlich überein. Die Attraktivität der Pflanze
liegt vor allem in der Pollenpräsentation. Beide Arten werden hauptsächlich durch Hummeln
und - etwas weniger häufig - durch Bienen bestäubt, wobei eine Bestäubung eher beim
Pollensammeln als beim Nektarsammeln garantiert ist. Weder Hummeln noch Bienen unter-
scheiden zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum*. Sie wechseln beim Pollen- oder Nektarsammeln
von einer Art zur andern, ohne dabei eine bestimmte Farbe zu bevorzugen. Aufnahmen im UV-
Bereich ergaben, dass für die Hummel und die Biene ähnliche Farbunterschiede zwischen den
beiden Arten bestehen wie für das menschliche Auge.

Ökologische Untersuchungen zeigten, dass beide Arten dieselben Ansprüche an die
Bodenverhältnisse stellen. Die durchschnittlichen Zeigerwerte der Begleitpflanzen von
P. spicatum und *P. ovatum* wiesen keine Unterschiede in bezug auf Feuchte-, Stickstoff- und
Reaktionszahl auf. *P. spicatum* und *P. ovatum* bevorzugen in allen Bereichen mittlere Ver-
hältnisse. Sie besiedeln Standorte entlang eines Höhen- und Lichtgradienten. *Phyteuma*

spicatum ist vorwiegend in Wäldern der kollinen und montanen Stufe verbreitet, während *P. ovatum* hauptsächlich in Wiesen und Hochstaudenfluren der montanen und subalpinen Stufe der Alpenregion vorkommt. In höheren Lagen ist auch *P. spicatum* in Wiesen anzutreffen. Dort, wo die beiden Arten zusammen vorkommen, finden sich zahlreiche Hybridpopulationen, die sich vor allem durch ein breites Farbspektrum auszeichnen.

Untersuchungen bei diesen Hybridpopulationen, die höchstwahrscheinlich auf Introgression zurückzuführen sind, weisen ebenfalls auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der beiden *Phyteuma*-Arten hin. In der Pollenfertilität und im Samenansatz waren keine Unterschiede zu den "Eltern" festzustellen, was darauf schliessen lässt, dass die Fertilität der Pflanzen nicht herabgesetzt ist. Es besteht bei diesen Hybridschwärmen kein Zusammenhang zwischen dem Hybridisierungsgrad und der Griffellänge, dem einzigen morphologischen Unterscheidungsmerkmal. Wenig oder nicht hybridisierte Pflanzen von *P. spicatum* haben hier ebenso lange Griffel wie wenig oder nicht hybridisierte Pflanzen von *P. ovatum*. Daraus kann abgeleitet werden, dass Pflanzen, die die gleichen Standorte besiedeln, die gleichen morphologischen Merkmale aufweisen.

Die meisten von SCHULZ (1904) beschriebenen Unterarten und Varietäten sind angesichts der grossen morphologischen Variabilität nicht gerechtfertigt, vor allem deshalb, weil er oft, (wie auch KUNZ (1940) in seinen Bemerkungen zu einigen schweizerischen *Phyteuma*-Slippen erwähnte), Extremformen herausgegriffen und beschrieben hatte. Die Unterart *P. spicatum* subsp. *coeruleum* ist nichts weiteres als eine Hybride zwischen *P. spicatum* und *P. ovatum*. Ich möchte aber in meiner Arbeit auf diese Unterteilung nicht eingehen.

Abschliessend kann festgestellt werden, dass sich *P. spicatum* und *P. ovatum* nur in der geografischen Verbreitung und in der Blütenfarbe unterscheiden. Die Frage sei hier noch gestellt, ob sie überhaupt als verschiedene Arten betrachtet werden können. Nach biologischen Kriterien müsste man sie wohl als Vertreter einer einzigen Art ansehen. Nach CLAUSEN, KECK & HIESEY (1939) würde man sie als Ökotypen bezeichnen, welche im taxonomischen Sinne Unterarten entsprechen. Trotzdem erachte ich es als sinnvoll, *P. spicatum* und *P. ovatum* als zwei Arten zu betrachten, da sie mehr oder weniger verschiedene Areale besiedeln und weil sie aufgrund ihrer Blütenfarbe gut unterschieden werden können.

ANHANG

Tab. 7.1: Vegetationsaufnahmen an Standorten mit *P. spicatum*, *P. ovatum* und Hybriden
(Nomenklatur nach EHRENDORFER 1973)

Art	Standort																				n
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	15	17	18	19	20	21	22	
<i>Alchemilla vulgaris</i> agg.																					
<i>Dactylis glomerata</i>	+				2		1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	12
<i>Picea abies</i>					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
<i>Taraxacum officinale</i>	+	1	5	3	4	2	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	11
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1	5	3	+	+	+	3	1	1	2	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	11
<i>Carex sylvatica</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10
<i>Geranium sylvaticum</i>																					10
<i>Trifolium elatior</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10
<i>Trifolium pratense</i>																					10
<i>Alnus pedunculata</i>																					9
<i>Alnus bipartita</i>																					9
<i>Ranunculus acris</i>	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	9
<i>Chamaecyparis hirsuta</i>																					9
<i>Chamaecyparis hirsuta</i>																					9
<i>Fragaria vesca</i>	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	8
<i>Gallium album</i>																					8
<i>Luzula sylvatica</i>																					8
<i>Oxalis acetosella</i>	2	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	8
<i>Trisetum flavescens</i>																					8
<i>Anthoxanthum odoratum</i>																					7
<i>Cirsium oleraceum</i>																					7
<i>Fraxinus excelsior</i>	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7
<i>Heracleum sphondylium</i>																					7
<i>Hieracium sylvaticum</i>	+	1	+	2	1	+	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7
<i>Lonicera xylosteum</i>	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7
<i>Sorbus aucuparia</i>																					7
<i>Vicia sepium</i>																					7
<i>Crepis paludosa</i>	1	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Epilobium montanum</i>																					6
<i>Epilobium montanum</i>																					6
<i>Epilobium montanum</i>	3	1	1	4	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Epilobium montanum</i>																					6
<i>Epilobium montanum</i>	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Lysimachia nemorosus</i>																					6
<i>Ranunculus nemorosus</i>																					6
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	2	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Rumex acetosa</i>	+																				6
<i>Viola reichenbachiana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	6
<i>Anemone nemorosa</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	5
<i>Carex flacca</i>																					5
<i>Dactylorhiza maculata</i>																					5
<i>Deschampsia caespitosa</i>																					5
<i>Galium odoratum</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	5
<i>Galium odoratum</i>	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5
<i>Geranium robertianum</i>																					5
<i>Lotus corniculatus</i>																					5
<i>Potentilla erecta</i>																					5
<i>Rubus idaeus</i>																					5
<i>Rubus idaeus</i>																					5
<i>Viburnum urticifolia</i>																					5
<i>Viburnum urticifolia</i>																					5
<i>Achillea millefolium</i>	+				1	2	+	+	1	+	1	+	1	+	+	2	+	+	+	+	4

[illegible]

LITERATURVERZEICHNIS

- Arens K. 1949. Provo de calose por meio da microscopia a luz fluorescente e aplicações do metodo. Lilloa 18: 71-75.
- Armand L. 1912. Fécondation et développement de l'embryon chez les *Lobeliaceae*. C.R. Acad. Sci. Paris. 155: 1534-1536.
- Baksay L. 1956. Cytotaxonomical studies on the flora of Hungary. Annales Hist. Nat. Musei Nat. Hung. (S.N.) 7: 321-334.
- Blackith R.E. & Reyment R.A. 1971. Multivariate Morphometrics. Academic Press, New York.
- Böcher T.W. 1960. Experimental and cytological studies on plant species. V. The *Campanula rotundifolia* complex. Skr. Dan. Vid. Selsk. 11(4): 69 S.
- Bradshaw A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv. Genet. 13: 115-155.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. 3 Aufl. Springer-Verlag, Wien, New York.
- Braun-Blanquet J. & Rübel E. 1936. Flora von Graubünden. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 7.
- Brenner W. 1912. Blütenbiologie von *Phyteuma spicatum*. Naturw. Wochenschrift 45: 715 S.
- Brewbaker J.L. 1957. Pollencytology and self-incompatibility systems in plants. J. Heredity 48: 271-277.
- Brügger, C.G. 1878-80. Beobachtungen über wildwachsende Pflanzenbastarde der Schwelzer und Nachbar-Floren. Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens Jg. 23-24: 47-123.
- Buhr H. 1965. Bestimmunstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. G. Fischer, Jena.
- Clausen J., Keck D.D. & Hiesey W.M. 1939. The concept of species based on experiment, Amer. J. Bot. 26: 103-106.
- Contandriopoulos J. 1962. Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. Montpellier. Thèse.
- Currier H.B. 1957. Callose substance in plant cells. Amer. J. Bot. 44: 478-88.
- Darlington C.D. 1956. Natural population and the breakdown of classical genetics. Proc. Roy. Soc. London Ser. B 145: 350-364.
- Dietl W. 1977. Der Einfluss des naturgegebenen Pflanzenstandortes und der Bewirtschaftung auf die Ausbildung von Dauerwiesenbeständen. Mitt. Schweiz. Landwirtschaft 7: 133-151.
- Dunbar A. 1975. On pollen of *Campanulaceae* and related families with special reference to the surface ultrastructure. I. *Campanulaceae* subfam. *Campanuloideae*. Bot. Not. 128: 73-101.
- Ehrendorfer F. 1973. Liste der Gefässpflanzen Mitteleuropas. G. Fischer, Stuttgart.
- Ehrlich P.R. & Raven P.H. 1969. Differentiation of populations. Science 165, 1228-1232.
- Ellenberg H. 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. E. Ulmer, Stuttgart.

- Ellenberg H. 1979. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas (2 Aufl.). Scripta Geobot 9.
- Ellenberg H. & Klötzli F. 1972. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz Schweiz Anstalt Forstl. Versuchswesen. Mitt. 48 (4): 589-930.
- Favarger C. 1953. Notes de caryologie alpine II. Bull. Soc. Neuchâtel Sci. Nat 76: 133-169.
- Fisher R.A. 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. Annals Eugenics 7(2): 179-188.
- Flury B. & Riedwyl H. 1983. Angewandte multivariate Statistik. G. Fischer, Stuttgart, New York.
- Gadella T.W.J. 1966. Some notes on the delimitation of genera in the *Campanulaceae*, 1 & 2. Proc. Ned. Akad. Wet. 69: 502-508.
- Gadella & Kliphuis E. 1968. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. C. 71: 168-183.
- Gerlach D. 1969. Botanische Mikrotechnik. G. Thieme Verlag, Stuttgart.
- Hegi G. 1918. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd 6 (1) J.F. Lehmann Verlag München
- Heiser C.B. 1973. Introgression re-examined. Bot. Rev. 39 (4): 347-366.
- Herrero M. & Dickinson H.G. 1980. Pollen tube growth following compatible and incompatible intraspecific pollinations in *Petunia hybrida*. Planta 148: 217-221.
- Hess D. 1976. Pflanzenphysiologie. E. Ulmer, Stuttgart.
- Hess H.E., Landolt E. & Hirzel R. 1980. Flora der Schweiz. Bd. 3: *Plumbaginaceae* bis *Compositae* (2. Aufl.). Birkhäuser Verlag Basel.
- Jacobsen N. 1977. Chromosome numbers and taxonomy in *Cryptocoryne* (*Araceae*) Bot. Not. 130: 71-87.
- Jones, R.N. 1975. B-chromosome systems in flowering plants and animal species. Int. Rev. Cyt. 40: 1-100.
- Kho Y.O. & Baer J. 1968. Observing pollen tubes by means of fluorescence. Euphytica 17: 298-302.
- Klötzli F. 1965. Qualität und Quantität der Rehäsung. in Wald- und Grünlandgesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 38.
- Knuth P. 1899. Handbuch der Blütenbiologie. W. Engelmann, Leipzig.
- Kühn A. 1965. Entwicklungsphysiologie (2.Aufl.). Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Linder A. & Berchtold W. 1982. Statistische Methoden 3. Multivariate Verfahren. Birkhäuser, Basel.
- Linskens H.F. & Esser K.L. 1957. Über eine spezifische Anfärbung der Pollenschläuche im Griffel und die Zahl der Kallosepfropfen nach Selbstung und Fremdung. Naturwiss. 44: 16.

- Lüönd R. & Lüönd B. 1979. Biosystematische Untersuchungen an *Ajuga* L. Diss., Uni Zürich.
- Marschall F. 1947. Die Golthaferwiese der Schweiz. Diss. ETH.
- Martin F.W. 1958. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technol.* 34: 125-28.
- Müller H. 1881. Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und Ihre Anpassung an dieselben. W. Engelmann, Leipzig.
- Murr J. 1896. Über Hybride der Gattung *Phyteuma*. *D. Bot. Monatsschr.* XIV (6/7): 117.
- Oberdorfer E. 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologie* Bd. 10, G. Fischer, Jena.
- Ochlewska M. 1965. Cytological studies in the genus *Phyteuma*. *Acta. Biol. Cracov., ser. bot.* 8: 135-145.
- Podlech D. & Damboldt J. 1964. Zytotaxonomische Beiträge zur Kenntnis der *Campanulaceen* in Europa. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 76: 360-369.
- Polatschek A. 1966. Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer 2. *Österr. Bot. Z.* 113: 101-147.
- Ramming D.W., Hindrichs H.A. & Richardson P.E. 1973. Sequential staining of callose by aniline blue and lacmoid for fluorescence and regular microscopy on a durable preparation of the same specimen. *Stain Technol.* 48: 133-134.
- Radford A.E., Dickison W.C., Massey J.R. & Bell R.C. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row, New York.
- Raunkiaer C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant-geography*. Clarendon, Oxford.
- Sack P. & Kroker O. 1930. Zweiflügler (*Diptera*) 4: *Syrphidae-Conopidae*, in Dahle F.: *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile* Bd.20. G. Fischer, Jena.
- SAS Institute Inc. 1982a. *SAS user's guide: Basics*, Edition SAS Institute Inc., Cary, NC.
- SAS Institute Inc. 1982b. *SAS user's guide: Statistics*, Edition SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Schulz R. 1904. Monographische Bearbeitung der Gattung *Phyteuma*. Geisenheim am Rhein. Diss. Uni Zürich.
- Shetler S.G. 1982. Variation and evolution of the nearctic harebells (*Campanula* subsect. *Heterophylla*). J. Cramer, Vaduz.
- Sneath P.H.A. & Sokal R.R. 1973. *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- Stebbins G.L. 1968. *Evolutionsprozesse*. G. Fischer, Stuttgart.
- Stresemann E. 1964. *Exkursionsfauna von Deutschland*. Wirbellose 2/1. Volk und Wissen, Berlin.
- Sugiura T. 1942. Studies on the chromosome numbers in *Campanulaceae* 1. *Cytologia* 12: 418-434.

- Titz W. 1982. Über die Anwendbarkeit biomathematischer und biostatistischer Methoden in der Systematik (mit bes. Berücksichtigung multivariater Verfahren). Ber. Deutsch. Bot. Ges. 95: 149-154.
- Tupy J. 1959. Callose formation in pollen tubes and incompatibility. Biol. Plant. 1: 192-198.
- Voser M.-L. & Nievergelt B. 1975. Das Futterwahlverhalten des Rehes in einem voralpinen Revier. Z. Jagdwiss. 21 (4): 197-215.

CURRICULUM VITAE

von Regula Huber, geboren am 3. März 1954 in Zürich, Bürgerin von Eglisau und Embrach.

Bildungsgang:

1961-1967	Primarschule in Zürich
1967-1973	Gymnasium, Töcherschule der Stadt Zürich
1973	Maturität Typ B
1974-1979	Biologiestudium an der Universität Zürich mit Hauptfach Systematische Botanik. Diplomarbeit unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook.
1979	Diplom
1980-1986	Dissertation am Institut für Systematische Botanik unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook.
1980-1983	Assistentin am Institut für Systematische Botanik bei Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook.
seit 1984	Selbständige Tätigkeit im Bereich Natur- und Umweltschutz.

Während des Studiums besuchte ich Vorlesungen, Kurse und Praktika bei folgenden Dozenten:

S. Allison, R. Bachofen, G. Bächli, E. Batschelet, J. Biegert, M. Birnstiel, E. Brun, C. Brüscheiller, H. Burla, P.S. Chen, Ph. Christen, C.D.K. Cook, W. Dickison, A. Dübendorfer, W. Egger, B. Eller, P. Endress, C.H. Eugster, A. Gigon, P. Hagemann, H. Hediger, H. Heimgartner, R. Hohl, R. Honegger, R. Humbel, J. Kägi, H. Keller, H. Kummer, F. Klötzli, E. Kuhn-Schnyder, W. Kündig, C.U. Kramer, H. Labhart, E. Landolt, J. Mendoza-Heuer, H.U. Müller, H.R. Oswald, R. Parish, D. Rast, H. Rieber, O. Rohweder, H. Schaeppi, J. Schlittler, J.J. Schneller, M. Textor, E. Thomas, E. Urmi, G. Wagnière, K. Wälti, H. Wanner, O. Woodtli, R. Wehner, Ch. Weissmann, P. Voser, V. Ziswiler.

